Pr 260 C1
2 ex

ISBN 2-85653-009-5

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XCVIII

Manfred GABE et Hubert SAINT GIRONS

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE COMPARÉE DES FOSSES NASALES ET DE LEURS ANNEXES CHEZ LES LÉPIDOSORIENS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1976

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome XCVIII

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE COMPARÉE DES FOSSES NASALES ET DE LEURS ANNEXES CHEZ LES LÉPIDOSORIENS

par

Manfred GABE
et Hubert SAINT GIRONS

(Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Université de Paris VI)

SOMMAIRE

INTRODUCTION 3

MATÉRIEL ET TECHNIQUES 4

RÉSULTATS 5

RAPPEL ANATOMIQUE GÉNÉRAL ET NOMENCLATURE 5

CARACTÈRES HISTOLOGIQUES GÉNÉRAUX 6

Classification des cellules glandulaires 6
Epithélium vestibulaire 7
Epithélium olfactif et glandes de Bowman 8
Epithélium respiratoire 9
Organe de Jacobson 10
Glande nasale externe 11

ÉTUDE PAR ESPÈCE 12

Sphenodontidae 12
Gekkonidae 13
Pygopodidae 16
Xantusiidae 16
Iguanidae 17
Agamidae 21
Chamaeleonidae 23
Lacertidae 24
Cordylidae 25
Teiidae 26
Scincidae 27
Feyliniidae 29
Anguidae 30
Anniellidae 31
Helodermatidae 32
Varanidae 32
Amphisbaenidae 33

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00132089 2
[illegible] Paris

Trogonophidae 34
Typhlopidae 35
Leptotyphlopidae 36
Anilidae 37
Xenopeltidae 38
Boidae 39
Acrochordidae 40
Colubridae 41
Elapidae 44
Hydrophiidae 44
Viperidae 45

RÉSUMÉ SYNTHÉTIQUE DES RÉSULTATS ET DISCUSSION 46

VESTIBULE 46
Anatomie 46
Histologie 48
Rapport avec la position systématique et le mode de vie 49

CAVUM 49
Anatomie 49
Epithélium olfactif 51
Epithélium respiratoire 53
Glandes de Bowman 53
Rapports avec la position systématique et le mode de vie 54

CHOANES ET CONDUITS NASO-PHARYNGÉS 55
Anatomie 55
Histologie 57
Rapports avec la position systématique et le mode de vie 57

CANAL LACRYMAL ET SILLON CHOANAL 58
Anatomie 58
Histologie 59

ORGANE DE JACOBSON 59
Anatomie 59
Histologie 60
Rapports avec la position systématique et le mode de vie 62

DÉVELOPPEMENT RESPECTIF DES RÉCEPTEURS CHIMIQUES DU CAVUM ET DE L'ORGANE DE JACOBSON 63

GLANDE NASALE EXTERNE 66
Anatomie 66
Histologie 66
Rapports avec la position systématique et le mode de vie 68

RÉSUMÉ 70

STRUCTURE DES FOSSES NASALES DANS LES DIFFÉRENTES FAMILLES 70

INFLUENCE DU MODE DE VIE ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES 73

BIBLIOGRAPHIE 75

TABLEAUX 79

FIGURES 1 à 49 89

PLANCHES I à X ..... à la suite des figures

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les fosses nasales des Lépidosauriens ont fait l'objet de nombreux travaux d'anatomie comparée au cours des cent dernières années. Parmi les plus importants, on peut citer ceux de Leydig (1872, 1873), Born (1879), Katharíner (1900), Hoppe (1934), Haas (1935 à 1968), Malan (1946), Pratt (1948), Stebbins (1948), Bellairs et Boyd (1950) et Parsons (1959). On trouvera une bibliographie très complète dans l'excellente mise au point de Parsons (1970). Actuellement, l'anatomie des fosses nasales est bien connue chez de nombreuses espèces, représentant la plupart des grandes familles. Il n'en est pas de même en ce qui concerne l'histologie, les Reptiles ayant toujours été délaissés de ce point de vue. Les anciens travaux, peu nombreux d'ailleurs, sont résumés dans la mise au point de Krause (1922) et le manque de documents est tel qu'une bonne partie des descriptions originales est due à des auteurs de revues d'ensemble ou d'articles de Traités concernant soit l'histologie générale des fosses nasales (Krause, 1922 ; Négus, 1958), soit l'appareil olfactif des Vertébrés (Hopkins, 1926 ; Kolmer, 1927 ; Cordier, 1964 ; Kolnberger, 1971). Toutefois, Eckart (1922), Haas (1937, 1947), Stebbins (1948), Pratt (1948), Bellairs (1949) et Bellairs et Boyd (1950) ont donné de brèves descriptions des différents types d'épithéliums et de répartition dans les fosses nasales, principalement chez les lézards. Il existe également deux courtes monographies histologiques des fosses nasales, chez *Uromastix acanthinurus* (Lemire et *al*, 1970) et quatre *Acanthodactylus* (Dudevani, 1970). Seul *Sphenodon punctatus* est relativement bien connu à cet égard (Osawa, 1898 ; Broom, 1906 ; Gabe et Saint Girons, 1964, 1973 ; Saint Girons, 1975). Les glandes de Bowman et les cellules de soutien de l'épithélium olfactif ont fait l'objet de recherches histochimiques de Oledzka-Slotwinska (1959, 1961). A notre connaissance, les données ultrastructurales se limitent aux travaux de Bannister (1968), Altner et Müller (1968), Altner et *al.* (1970) et Kolnberger et Altner (1971) sur l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson, à l'étude de Kratzing (1972) sur les cils sensoriels et à celles de Philpott et Templeton (1964), Van Lennep et Komnick (1970), Ellis et Goertemiller (1974) et Saint Girons et Joly (1975) sur la glande nasale externe de trois Lacertiliens et d'un Amphisbénien.

Dans ces conditions, il nous a semblé intéressant d'utiliser le matériel assez abondant dont nous disposions à une étude histologique des fosses nasales et de leurs annexes chez les Lépidosauriens.

La mort prématurée du Dr. Gabe ne lui a pas permis de participer à la rédaction de ce travail ; il n'est donc pas responsable de ses imperfections. Mais nous avions préparé ensemble une bonne partie du matériel et, en ce qui concerne la glande nasale externe des Lacertiliens, nous l'avions même exploité dans une note préliminaire (Gabe et Saint Girons, 1971). En conséquence, il ne me semble pas abusif d'associer le nom de mon maître et ami Manfred Gabe à cet ultime résultat d'une longue collaboration.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Le travail a porté sur 78 espèces et 66 genres, représentant 28 familles, dont la liste figure sur le tableau I. Cette collection a été rassemblée progressivement au cours des 15 dernières années et nous tenons à exprimer notre très vive gratitude à tous ceux qui nous y ont aidé, soit en facilitant notre travail sur le terrain, au cours de différentes missions en Californie, en Nouvelle Calédonie, en Australie, en Nouvelle Zélande, au Cambodge et au Maroc, soit, pour quelques espèces, en nous envoyant directement les animaux.

Les têtes ont été fixées *in toto* par le liquide de Halmi, décalcifiées par l'acide trichloracétique à 5 %, incluses à la paraffine et débitées en coupes sériées de 10 μ d'épaisseur en général, parfois de 5 μ. Pour toutes les espèces, 6 séries de lames ont été montées en prenant une coupe sur 10, sur 20 ou sur 40 selon la taille de la tête. Ces différentes séries ont été traitées, respectivement, par le trichrome en un temps (Gabe et Martoja, 1957) et par l'acide périodique-Schiff (APS)-hématoxyline-picro indigocarmin pour l'étude topographique, par le bleu alcian-APS (Mowry, 1963) et par le bleu alcian-jaune alcian (Ravetto, 1964) pour la recherche des polysaccharides, par la réaction au DDD (Barrnett et Seligman, 1952) et par la tétrazoréaction de Danielli (Pearse, 1960) pour la détection des protides. En outre, pour 19 espèces marquées d'un astérisque dans le tableau I, des séries complémentaires de lames ont été traitées par la méthode de Mann-Dominici, l'azan de Heidenhain, l'hématoxyline ferrique, la fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle (Gabe, 1947), la fuchsine-paraldéhyde (Gabe, 1953), la réaction métachromatique au bleu de Toluidine (Lison, 1960), la réaction à l'APS avant et après action de la diastase du malt, la réaction au ferricyanure ferrique (Adams, 1956) et à l'alloxane-Schiff (Yasuma et Ichikawa, 1953).

Le calcul du pourcentage des différentes catégories cellulaires des épithéliums sensoriels du cavum et de l'organe de Jacobson a été fait en comptant les noyaux sur deux microphotographies agrandies par espèce. Assez souvent, une fixation imparfaite, ou simplement une trop grande ressemblance entre les noyaux des cellules sensorielles et ceux des cellules de soutien, n'ont pas permis d'obtenir des numérations suffisamment précises. Il n'en a pas été tenu compte et, de ce fait, bon nombre de lignes sont restées en blanc dans le tableau IV.

Source MNHN, Paris

RÉSULTATS

RAPPEL ANATOMIQUE GÉNÉRAL ET NOMENCLATURE

Schématiquement, chaque fosse nasale comprend, d'avant en arrière, la narine, un vestibule plus ou moins allongé et la cavité principale (*cavum nasi proprium*) qui s'ouvre plus ou moins directement dans le plafond buccal par une choane, ou narine interne.

Les narines, généralement proches de l'extrémité antérieure du museau, s'ouvrent d'ordinaire sur la face latérale, parfois sur la face dorsale (Serpents aquatiques), ou ventrale (Squamates fouisseurs à museau proéminent). Le vestibule, zone recouverte d'un épithélium épidermoïde et à l'extrémité postérieure duquel débouche le conduit excréteur de la glande nasale externe, est de longueur extrêmement variable ; parfois réduit à un simple anneau entourant les narines, il forme souvent un tube en L assez court, mais peut aussi s'allonger plus ou moins loin sur la face médio-dorsale ou dorsale du cavum, éventuellement jusqu'à son extrémité postérieure.

Le *cavum nasi proprium*, cavité grossièrement ovoïde ou piriforme, à grand axe longitudinal, est divisé en une zone sensorielle, dorsale ou dorso-médiale, tapissé d'un épithélium olfactif et en une zone dite « respiratoire », ventrale ou ventro-latérale, recouverte d'un épithélium muqueux et cilié. Souvent une conque plus ou moins volumineuse, attachée dorsalement, latéralement ou presque ventralement, fait saillie dans le cavum. Lorsqu'elle est assez étendue, cette conque délimite un étage supérieur et un étage inférieur, ou bien une chambre médiale et une chambre latéral (fig. 5, 7, 18, 21, 24). En raison des variations de la forme et de la situation de la conque, la structure interne du cavum est très variable et souvent complexe. Les différentes subdivisions qui y ont été décrites (espace extra-conchal, récessus sub-conchal et intra-conchal, etc...) ne sont certainement pas homologues d'une espèce à l'autre et nous éviterons l'emploi de ces termes qui prêtent à confusion. La limite antérieure du cavum dépend de la longueur du vestibule. Lorsque celui-ci est court, l'extrémité rostrale du cavum, progressivement rétrécie, s'allonge au-dessus de l'organe de Jacobson jusqu'au niveau de la narine et parfois même un peu au-delà. Postérieurement, le cavum se termine souvent en un cul de sac bien marqué, dit espace ante-orbitaire.

Typiquement, le cavum communique avec la cavité buccale par une longue fente longitudinale entaillant sa face ventrale, la choane. Celle-ci présente une marge vomérienne, médiane ou médio-dorsale et une marge maxillaire, latérale ou latéro-ventrale, délimitant entre elles la fente choanale. Cette fente choanale est généralement prolongée, en arrière du cavum, par une dépression plus ou moins profonde, unie ou non à sa symétrique et qui se continue par le sillon inter-orbitaire. Au cours du développement embryonnaire, la choane entaille la totalité du plancher du cavum et, à peu de chose près, cette situation persiste chez le Sphénodon. Mais, chez tous les Squamates adultes, la fente choanale se réduit plus ou moins, parfois à ses deux extrémités, plus souvent à sa partie antérieure seulement. L'orifice des choanes peut être reporté à l'extrémité postérieure du cavum, ou même au-delà, assurant ainsi une séparation partielle entre les voies respiratoires et la cavité buccale. La nature de ce « faux palais secondaire » ainsi formé a suscité d'innombrables discussions et le problème — par certains côtés artificiel d'ailleurs — n'est pas encore définitivement résolu. Lorsque les choanes sont repoussées franchement en arrière du cavum, comme celà se produit chez la plupart des Serpents, il se forme un véritable canal naso-pharyngé qui peut être plus ou moins long, simple ou double. Mais il existe tous les

Source : MNHN, Paris

intermédiaires entre ce canal, clos ventralement et la simple dépression qui, nous l'avons vu, prolonge souvent la fente choanale en arrière du cavum et la terminologie est des plus difficile à établir. Nous parlerons donc de conduit naso-pharyngé fissuré ventralement, de gouttière ou même de sillon naso-pharyngé, en nous plaçant d'un simple point de vue anatomique et sans nous préoccuper d'analogies impossibles à établir. Par ailleurs, l'expansion des marges latérales des choanes, qui s'affrontent sur la ligne médiane, forme chez certains Lézards un pseudo conduit naso-pharyngé sous le cavum (fig. 8 et 22), tandis que chez les Teiidae une cloison de tissu joignant la face ventrale de la conque à la marge dorso-médiale des choanes (fig. 20), isole dans la partie ventrale du cavum, au-dessus de la fente choanale, une sorte de tube respiratoire, parfois appelé tube choanal.

Il existe en général, sur la face latérale de la fente choanale, un pli plus ou moins profond, dit repli choanal latéral. Chez de nombreuses espèces, ce pli se prolonge en avant des choanes par un sillon choanal qui aboutit à l'orifice de l'organe de Jacobson. Le canal lacrymal peut déboucher directement dans le conduit de l'organe de Jacobson, mais chez beaucoup de Lézards il s'unit plus ou moins intimement au repli choanal latéral et au sillon choanal, au point que dans certains cas ces différentes formations sont totalement confondues. Varanidae et Helodermatidae possèdent deux canaux lacrymaux dont l'un (canal lacrymal dorsal) s'ouvre dans le cavum et l'autre (canal lacrymal ventral) se poursuit jusqu'à l'orifice de l'organe de Jacobson.

Chez le Sphénodon, l'organe de Jacobson est tubulaire ; son canal débouche à l'extrémité rostrale de la longue fente choanale et communique ainsi directement avec le cavum. Chez les Squamates adultes, du fait de l'oblitération de la partie rostrale des choanes, l'orifice de l'organe de Jacobson est nettement séparé du cavum et se situe à une distance variable en avant de la fente choanale. Contrairement aux fosses nasales *sensu stricto*, l'organe de Jacobson ne pose pas de problème de nomenclature anatomique, bien qu'il puisse manquer ou être très inégalement développé selon les espèces.

La glande nasale externe, de taille très variable, s'étend sur la face dorso-latérale du cavum dont elle est séparée par la capsule nasale cartilagineuse ; elle est souvent en bonne partie intra-conchale. C'est une glande tubuleuse ramifiée, lobulée lorsqu'elle et de grande taille et — tout au moins dans notre matériel — toujours monostomatique. On y distingue un conduit excréteur se divisant en canaux collecteurs d'autant plus ramifiés que la glande est plus développée et de longs tubules contournés, non ou peu ramifiés. Lorsque la glande est de petite taille, les tubules peuvent déboucher directement et séparément dans le conduit excréteur. Le Sphénodon possède en outre une petite glande nasale médiale qui n'existe pas chez les Squamates.

CARACTÈRES HISTOLOGIQUES GÉNÉRAUX

Classification des cellules glandulaires.

Dans un travail précédent (Gabe et Saint Girons, 1969) nous avions classé en 4 catégorie les différentes cellules glandulaires présentes dans les glandes salivaires des Lépidosauriens. Cette classification, basée sur les caractères histochimiques du produit de sécrétion, correspond également dans la plupart des cas à des caractères morphologiques assez constants et s'applique fort bien aux cellules glandulaires des fosses nasales. Nous distinguerons donc, dans le corps de ce travail :

1) Des *cellules séreuses* dont le produit de sécrétion se présente sous la forme de grosses granulations bien individualisées, érythrophiles, riches en protides et dépourvues de composés APS-positifs et de mucines acides. Les caractères morphologiques de ces cellules (noyaux volumineux, ovoïdes ou sphériques, séparés de la basale par un ergastoplasme riche en ribonucléines, etc...) sont trop connus pour qu'il soit besoin de les rappeler plus complètement ici.

2) Des cellules séro-muqueuses, ayant une morphologie voisine de celle des précédentes, mais dont les grains de sécrétion, également érythrophiles, riches en protides et dépourvus de mucines acides,

Source : MNHN, Paris

s ont souvent plus fins et toujours plus ou moins fortement APS-positifs, caractère sans doute lié à la présence, soit de muco- ou glucoprotéines, soit de mucopolysaccharides neutres.

3) Des cellules muco-séreuses, caractérisées par la coexistence, dans un produit de sécrétion d'aspect assez variable et toujours APS-positif, de protides et de mucines acides. Selon la proportion respective de ces deux composés, la morphologie des cellules muco-séreuses se rapproche tantôt de celle des cellules séro-muqueuses, tantôt de celle des cellules muqueuses. Souvent, l'examen à un fort grossissement montre la coexistence dans chaque cellule de grains de sécrétion érythrophiles et cyanophiles, ce qui donne un aspect général « amphophile ».

4) Des cellules muqueuses, douées des caractères morphologiques et histochimiques bien connus des mucocytes : forme cubique, prismatique, ovoïde ou en calice, noyaux basaux, à chromatine très condensée, souvent aplatis en galette, produit de sécrétion amorphe, cyanophile, fortement APS-positif, riche en mucines acides et dépourvu de protides histochimiquement décelables.

Pour éviter de fastidieuses répétitions lors de la description, par espèce, des différentes catégories cellulaires représentées dans les fosses nasales des Lépidosauriens, nous nous contenterons le plus souvent de les rapporter à l'une des catégories définies ci-dessus, en précisant le cas échéant l'abondance ou la rareté un peu particulière de tel ou tel composant. Toutefois, comme toutes les classifications, celle que nous avons proposée est par certains côtés arbitraire. Par exemple, pour des produits de sécrétion riches en protides et dépourvus de mucines acides, il est difficile de décider le niveau exact à partir duquel la réaction à l'APS devient si faible que la cellule correspondante doit être considérée comme séreuse et non séro-muqueuse. D'autre part, il existe quelques exemples de cellules dont le produit de sécrétion est riche en protides, faiblement APS-positif et contient une petite quantité de mucines acides. De tels éléments sont muco-séreux dans notre classification, mais leur morphologie générale est en réalité très proche de celle des cellules séro-muqueuses et séreuses. Ces cas particuliers seront alors accompagnés d'une description plus complète.

Epithélium vestibulaire (Pl. I).

Sauf chez *Varanus*, le vestibule des Lépidosauriens est toujours entièrement recouvert d'un épithélium épidermoïde et les seules variations spécifiques portent sur l'épaisseur de cet épithélium, l'intensité de la kératinisation superficielle et la présence de cellules alvéolaires.

Lorsque le vestibule est court, l'épithélium passe progressivement mais assez rapidement d'un type franchement épidermique, au voisinage des narines, à un type dépourvu de toute kératinisation superficielle, près du cavum. Il est donc impossible de définir un type d'épithélium vestibulaire.

Dans tous les autres cas, au contraire, la majeure partie du vestibule est revêtue d'un épithélium assez uniforme. On y distingue toujours un stratum basale et un stratum spinosum généralement formé de plus d'une assise cellulaire. Parfois l'évolution ne va pas plus loin et la kératinisation est à peine amorcée. Beaucoup plus souvent, il se forme un stratum intermedium caractéristique ; selon les espèces, la desquammation se produit à ce stade, ou après formation d'un stratum corneum relaxum. La présence d'un véritable stratum corneum compactum, en place, est rare.

L'existence de cellules alvéolaires complique ce schéma. Les caractères assez particuliers de ces éléments ont été longuement décrits dans un travail antérieur (Gabe et Saint Girons, 1967), ce qui nous permettra d'être brefs. Ces cellules alvéolaires représentent un stade de stéatose précédant la kératinisation holocrine habituelle des Reptiles. Cette évolution commence généralement dès la base du stratum spinosum et se termine par la formation d'un stratum corneum relaxum lâche, le corneum compactum étant apparemment normal. Dans l'épithélium vestibulaire, lorsque les cellules alvéolaires sont très abondantes, la kératinisation est en général peu poussée et le stratum corneum desquamme au fur et à mesure de sa formation. Les cellules alvéolaires n'existent pas chez tous les Lépidosauriens, mais lorsqu'elles sont présentes leur abondance croît en général progressivement de l'orifice des narines jusqu'au fond du vestibule et elles sont particulièrement nombreuses dans les diverticules vestibulaires. A ces niveaux, l'épithélium, très épais et plissé, est presqu'entièrement constitué par plusieurs

Source : MNHN, Paris

couches de grandes cellules alvéolaires, surmontées d'un mince stratum corneum en voie d'élimination.

Un autre cas particulier est représenté par l'existence d'un épithélium vestibulaire mince, mais dont la structure rappelle un peu celle du revêtement de l'hémipénis de nombreux Squamates. En effet quelques cellules, qui peuvent former une couche presque continue, ne s'aplatissent pas au niveau du stratum intermedium et gardent des noyaux normaux, ovoïdes ou sphériques. Dans l'hémipénis, la kératinisation ultérieure de ces éléments détermine la formation à la surface de petites saillies coniques. Dans le vestibule, ce stade n'est pas atteint et seules les cellules voisines contribuent éventuellement à la formation d'un très mince stratum corneum. Ce type d'épithélium vestibulaire n'existe que chez les Gekkonidae et *Xantusia*.

Epithélium olfactif et glandes de Bowman (Pl. II et III).

Comme chez tous les Vertébrés, l'épithélium olfactif est constitué de trois catégories cellulaires : des cellules basales, des cellules sensorielles et des cellules de soutien. La membrane basale, douée de tous les caractères histochimiques et affinités tinctoriales du collagène, est très nette et souvent plus ou moins indentée. Toutefois les capillaires ne pénètrent jamais profondément dans l'épithélium olfactif. Les cellules basales, de petite taille et pourvues de noyaux de forme irrégulière, constituent une couche à peu près continue et assez bien individualisée, traversée de toute part par le réseau dense et enchevêtré des prolongements basaux des deux autres catégories cellulaires. Les cellules sensorielles, de beaucoup les plus abondantes en général, sont des neurones bipolaires dont les noyaux, sphériques et assez riches en chromatine, occupent la moitié ou les deux tiers basaux de l'épithélium. Le cytoplasme périnucléaire contient assez souvent des inclusions ressemblant aux corps de Nills. La partie basale de la cellule correspond à un simple neurone amyélinique, très mince (son diamètre est de l'ordre de 0,2 μ d'après les rares observations faites au microscope électronique) qui traverse la membrane basale et va se joindre aux fibres constituant le nerf olfactif. La partie apicale est constituée par une tige de 1 μ d'épaisseur environ, peu visible au microscope photonique, qui se renfle légèrement à son extrémité en une petite expansion globuleuse portant un faible nombre de longs cils. Ces derniers, tous orientés dans le même sens, forment un revêtement continu à la surface de l'épithélium et sont toujours englobés dans une couche de produit de sécrétion qui — dans nos conditions techniques — interdit des mesures tant soit peu précises de leur longueur ; celle-ci dépasse certainement 20 μ et est sans doute beaucoup plus considérable. Du fait de la situation du noyau, la longueur respective de la tige apicale et de la partie intra-épithéliale des axones varie beaucoup d'une cellule à l'autre. Les noyaux des cellules de soutien, plus allongés et généralement moins riches en chromatine que ceux des cellules sensorielles, sont situés en une ou deux rangées assez régulières entre le quart et le tiers apical de l'épithélium. Un très mince prolongement basal, comprimé entre les cellules sensorielles, rejoint la membrane basale. Dans leur partie supra-nucléaire, les cellules de soutien sont prismatiques, d'une largeur correspondant approximativement à celle du noyau, soit 2 à 5 μ, et plus ou moins remplies d'un produit de sécrétion muco-séreux, fortement APS- positif et contenant à la fois des mucines acides et des protides. Sur une coupe passant par un plan parallèle à la surface épithéliale et proche du pôle apical, les cellules de soutien apparaissent régulièrement polyédriques et très rapprochées les unes des autres. La microscopie électronique a montré que les fins prolongements apicaux des cellules sensorielles, non en contact les uns avec les autres, entouraient régulièrement les cellules de soutien.

Dans les régions proches de l'épithélium respiratoire, l'épithélium olfactif devient moins haut, les cellules sensorielles de moins en moins nombreuses et la quantité de produit de sécrétion augmente dans les cellules de soutien. En même temps, les noyaux de ces dernières se rapprochent du pôle basal. Sur une courte distance, l'épithélium n'est plus constitué, outre les cellules basales, que par de hautes cellules glandulaires prismatiques, à noyaux ovoïdes basaux, dont toute la partie supra-nucléaire est remplie d'un produit de sécrétion identique à celui des cellules de soutien proprement dites, à ceci près que la mucine est souvent plus acide. Puis des cellules ciliées apparaissent et des cellules érythrophiles,

Source : MNHN, Paris

également prismatiques et hautes, remplacent brusquement ces cellules de soutien déjà modifiées. Les mucocytes n'apparaissent qu'un peu au delà encore.

Le chorion comporte, à côté de vaisseaux sanguins assez peu nombreux et d'un tissu conjonctif lâche, principalement constitué de fibres collagènes, les nombreuses branches du nerf olfactif et les glandes de Bowman. Ces dernières, dont le nombre et la taille varient beaucoup d'une espèce à l'autre, sont des glandes tubuleuses simples, de longueur variable, dont le diamètre diminue régulièrement vers le fond et lors de la traversé de l'épithélium olfactif, l'orifice excréteur étant réduit à quelques μ. L'épithélium des glandes de Bowman comprend, outre des cellules basales peu nombreuses et de petite taille, des cellules glandulaires prismatiques ou cubiques, à noyau sphérique généralement proche du pôle basal. La région supra-nucléaire est, en tout ou en partie, occupée par un nombre variable de grains de sécrétion bien individualisés, plus ou moins fortement APS-positifs, toujours très riches en protides et, à quelques exceptions près, dépourvus de mucines acides. Il s'agit donc normalement de cellules séro-muqueuses classiques, parfois de cellules muco-séreuses.

Epithélium respiratoire (Pl. III et IV).

L'épithélium respiratoire est toujours constitué, outre de petites cellules basales de type classique, d'au moins deux catégories cellulaires, généralement en nombre égal et régulièrement alternées. La première catégorie est représentée par des cellules ciliées, de forme conique, dépourvues de produit de sécrétion figuré et dont le noyau, ovoïde ou conique et modérément riche en chromatine, est situé au niveau de la moitié ou du tiers apical des corps cellulaires ; la membrane apicale porte une ciliature assez forte, chaque cil étant relié à un corpuscule basal facile à mettre en évidence. La partie basale des cellules ciliées est réduite à un mince prolongement comprimé entre les cellules muqueuses. Ces dernières constituent le deuxième type cellulaire. Ce sont des éléments d'assez grande taille, prismatiques ou plus ou moins ovoïdes, dont les noyaux, basaux, sont souvent ratatinés ou aplatis en galette et toujours riches en chromatine. Le plus souvent, toute la région supra-nucléaire est entièrement remplie d'un produit de sécrétion amorphe, cyanophile, fortement APS-positif et se colorant en jaune, en vert ou en bleu par la méthode de Ravetto. Les réactions des protides y donnent des résultats entièrement négatifs et ces cellules correspondent donc à des mucocytes classiques, élaborant une mucine plus ou moins acide. Dans la fente choanale et le sillon choanal, les cellules muqueuses deviennent souvent moins nombreuses que les cellules ciliées.

Une troisième catégorie cellulaire n'existe que chez de nombreux Lézards et quelques Serpents. Il s'agit de cellules érythrophiles, prismatiques, dont les noyaux sphériques ou ovoïdes et modérément riches en chromatine siègent plus ou moins près du pôle basal. Le produit de sécrétion, d'abondance variable, se présente sous la forme de grains assez bien individualisés, contenant toujours une quantité notable de protides, mais dont la réactivité à l'APS est variable. Assez souvent, on y décèle en outre une petite quantité d'une mucine plus ou moins acide. Selon les cas, ces cellules érythrophiles correspondent donc aux cellules séro-muqueuses, ou aux cellules muco-séreuses, de la terminologie utilisée ici. Ces éléments, moins abondants au total que les mucocytes et parfois même assez rares, sont toujours plus nombreux au voisinage immédiat de l'épithélium olfactif. La distinction entre les dernières cellules de soutien et les premières cellules érythrophiles est souvent difficile à faire et, en pratique, nous considérons que c'est l'apparition des cellules ciliées qui marque la limite entre les deux types d'épithélium.

La membrane basale est nette et constituée de fibres collagènes. Le chorion, généralement peu épais, est riche surtout en fibres collagènes, les fibres élastiques étant relativement rares. On y trouve également des capillaires sanguins et quelques fibres nerveuses.

Assez souvent, notamment dans les angles, l'épithélium respiratoire dessine des plis étroits et il forme parfois de véritables cryptes glandulaire composées presqu'exclusivement par des mucocytes. Ce phénomène est particulièrement fréquent chez les Serpents.

A proximité de l'orifice externe des choanes, la proportion des cellules ciliées augmente souvent, puis l'épithélium respiratoire cède la place à l'épithélium de revêtement du plafond buccal. Celui-ci

Source : MNHN, Paris

est généralement constitué par une muqueuse malpighienne, d'épaisseur très variable et dont les couches supérieures, non kératinisées, peuvent, ou non, s'enrichir en une mucine plus ou moins acide. Les plis du plafond buccal peuvent cependant être revêtus d'un épithélium muqueux et cilié, tout à fait comparable à l'épithélium dit « respiratoire ». C'est souvent le cas dans le sillon choanal, où l'on peut même trouver parfois des cellules érythrophiles.

Organe de Jacobson (Pl. V à VII).

L'organe de Jacobson des Lépidosauriens comporte normalement un épithélium sensoriel, dorsal ou parfois plus ou moins médial, un épithélium cilié recouvrant l'éminence fungiforme et un épithélium muqueux non cilié qui sépare les précédents et tapisse une partie variable du canal.

L'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson est dépourvu de glande de Bowman et de cils sensoriels mais, par ailleurs, ressemble de près à l'épithélium olfactif. On y trouve en effet, semblablement disposées, les mêmes catégories cellulaires, à savoir des cellules basales, des cellules de soutien et des cellules sensorielles. La membrane basale est plus ou moins indentée et envoie souvent dans l'épithélium des prolongements contenant des capillaires. Chez les Serpents, ces prolongements délimitent dans la majeure partie de l'épithélium des « colonnes » régulières, prismatiques ou tronconiques. Les cellules basales, qui forment une couche bien individualisée, ne présentent pas de particularité notable. Les cellules de soutien ressemblent également à celles de l'épithélium olfactif ; toutefois, on n'y trouve que peu ou pas de produit de sécrétion figuré et, lorsqu'il existe, celui-ci est dépourvu de mucines acides. Les cellules sensorielles sont également des neurones bipolaires mais, à leur extrémité apicale, les cils sensoriels sont apparemment remplacés par de longues et fines microvillosités.

L'épithélium cilié qui recouvre l'éminence fungiforme, mais est encore présent lorsque celle-ci fait défaut, ne comporte en général que deux catégories cellulaires : des cellules basales, relativement grandes et formant une couche à peu près continue et des cellules prismatiques ciliées dont les noyaux sont régulièrement rangés au tiers basal ou à mi-hauteur des corps cellulaires. Ces cellules ciliées, pourvues du classique plateau apical, présentent la particularité d'élaborer, en quantité extrêmement variable, un produit de sécrétion APS-positif, contenant à la fois une mucine acide et des protides.

Dans la partie rostro-latérale de l'organe de Jacobson, l'épithélium sensoriel et l'épithélium cilié se trouvent généralement en contact et le passage de l'un à l'autre rappelle ce qui a été décrit pour l'épithélium olfactif et l'épithélium respiratoire. Mais, surtout dans la partie médio-caudale, un troisième type d'épithélium apparaît dans les angles et tapisse également une fraction variable du canal. Outre des cellules basales classiques, cet épithélium est constitué par des cellules prismatiques non ciliées, évidemment plus hautes au voisinage de l'épithélium sensoriel et dont la partie apicale est généralement remplie, sur une hauteur variable, par un produit de sécrétion dense présentant les mêmes caractères histochimiques que celui des cellules ciliées. Ces cellules muco-séreuses s'intercalent également parmi les cellules ciliées recouvrant l'éminence fungiforme de nombreux Gekkota et l'épithélium ventral du Sphénodon. On ne trouve qu'exceptionnellement de véritables mucocytes dans l'organe de Jacobson.

Le chorion séparant l'épithélium sensoriel de la capsule est peu épais et occupé en majeure partie par les branches du nerf voméro-nasal. On y trouve en outre un petit nombre de vaisseaux sanguins et un tissu conjonctif lâche où les fibres collagènes dominent très nettement. Les faisceaux de fibres nerveuses sont fréquemment entourés par des mélanocytes, mais ceux-ci manquent complètement chez de nombreuses espèces. Dans les zones intermédiaires, le chorion se modifie peu, à ceci près que les fibres nerveuses deviennent fort rares et n'appartiennent plus au nerf voméro-nasal. Au contraire, le chorion situé sous l'épithélium cilié est relativement épais et principalement constitué d'un réseau dense de fibres collagènes entourant de nombreux vaisseaux sanguins de taille variée et parfois même de véritables petits sinus sanguins. Les fibres nerveuses sont rares et il n'y a généralement pas de mélanocytes.

Source : MNHN, Paris

Glande nasale externe (Pl. VIII à X).

Il n'y a pas de véritable capsule conjonctive entourant la glande nasale externe des Lépidosauriens, bien qu'une couche de tissu conjonctif tende à s'individualiser à la périphérie de chaque lobule lorsque la glande est de grande taille. Le développement et la structure du tissu conjonctif varient énormément selon les espèces, les tubes glandulaires pouvant être dispersés dans un stroma lâche ou, au contraire, étroitement pressés les une contre les autres. Dans tous les cas, les fibres collagènes dominent largement. La vascularisation de la glande nasale externe, assurée par l'artère supra-orbitaire, est toujours importante. Outre des vaisseaux et des capillaires, il existe aussi assez souvent de petits sinus sanguins, surtout lorsque le tissu conjonctif interstitiel est de structure lâche.

Chaque tube glandulaire est entouré d'une membrane basale classique. Il existe toujours des cellules basales, les unes très petites, d'autres coniques et parfois pourvues d'un prolongement apical atteignant la lumière.

Le revêtement épithélial des tubes glandulaires est extrêmement varié, car les catégories cellulaires que l'on y peut trouver diffèrent d'une famille et parfois d'une espèce à l'autre. Des cellules glandulaires classiques, parfois séreuses, plus souvent séro-muqueuses ou muco-séreuses, rarement muqueuses, occupent toujours le fond des tubes et peuvent s'étendre jusqu'au voisinage de l'orifice du conduit excréteur. Tous ces éléments correspondent de près à la description générale qui en a été donnée ; notons simplement que les cellules, généralement cubiques au fond des tubes, deviennent prismatiques dans les canaux collecteurs. L'épithélium du conduit excréteur est presque toujours pseudo-stratifié et le produit de sécrétion tend à y être localisé à l'extrémité apicale des cellules. Il peut y avoir une seule catégorie cellulaire, ou bien deux, soit réparties l'une dans la partie profonde des tubes et l'autre dans la partie orale, soit plus ou moins régulièrement alternées. Dans ce dernier cas, l'une des catégories cellulaire est presque toujours fortement comprimée entre les autres éléments. Au voisinage immédiat de son débouché dans le vestibule, le conduit excréteur est revêtu d'un épithélium épidermoïde.

A côté de ces tubes glandulaires classiques, il existe chez de nombreux Lacertiliens des segments dits « striés » dont on a de bonnes raisons de croire qu'ils jouent un rôle important dans l'excrétion extra-rénale des électrolytes. Lorsqu'ils sont présents, ces segments striés sont toujours localisés à la partie orale des tubes. Le plus souvent, ils occupent le conduit excréteur et l'arbre collecteur, mais ils peuvent également s'étendre dans la majeure partie de la glande, ou bien au contraire être localisés au conduit excréteur et à une très faible partie des tubes collecteurs. Les capillaires sanguins forment un réseau particulièrement dense autour des segments striés, surtout lorsque ces derniers sont bien développés. L'épithélium des segments striés est constitué par de hautes cellules qui apparaissent plus ou moins triangulaires sur coupes transversales et sont normalement dépourvues de tout produit de sécrétion figuré. Les noyaux sont régulièrement disposés au centre des corps cellulaires et les régions infra-nucléaires apparaissent nettement striées. L'aspect de ces cellules peut être très homogène, mais assez souvent elles se présentent sous deux types différents, d'ailleurs reliés par des intermédiaires et dont la proportion est très variable. Certaines cellules, dites « sombres » sont très étroites, avec un noyau allongé à chromatine dense et un cytoplasme littéralement bourré de mitochondries. D'autres, dites « claires », sont beaucoup plus volumineuses, avec de gros noyaux ovoïdes ou sphériques à chromatine dispersée ; les mitochondries, bien qu'encore nombreuses en valeur absolue, sont également beaucoup plus dispersées, comme les autres organites d'ailleurs, d'où l'aspect clair du cytoplasme.

Les observations en microscopie électronique (Philpott et Templeton, 1964, Ellis et Goertemiller, 1974, chez *Dipsosaurus dorsalis* ; Van Lennep et Komnick, 1970, chez *Uromastix acanthinurus* ; Saint Girons et Joly, 1975, chez *Lacerta muralis* et *Trogonophis wiegmanni*) permettent d'interpréter l'aspect assez particulier de ces cellules striées. L'augmentation de la surface absorbante des membranes cellulaires — caractère commun aux cellules excrétrices d'électrolytes — est réalisé par des replis membranaires nombreux, enchevêtrés dans les espaces intercellulaires, ainsi que par des digitations de la partie basale de la cellule, l'ensemble étant responsable de l'aspect strié au microscope photonique. Au contraire, la surface apicale, excrétrice, est très réduite. L'abondance des mitochon-

Source : MNHN, Paris

dries est un autre caractère constant des cellules excrétrices d'électrolytes et, notamment dans les cellules sombres, elles remplissent presque complètement les digitations basales. Comme il existe de nombreuses formes intermédiaires entre les cellules sombres et les cellules claires, Van Lennep et Komnick (1970) émettent l'hypothèse que ces deux aspects représentent des stades extrêmes d'un cycle fonctionnel, les cellules claires étant fortement hydratées. C'est aussi l'impression que nous avons retiré de notre matériel.

ÉTUDE PAR ESPÈCE

Sphenodontidae.

Sphenodon punctatus (Gray).

Le vestibule est constitué par un court conduit cylindrique joignant les narines à l'extrémité rostro-latérale du cavum. Celui-ci, relativement étroit dans son quart antérieur, s'agrandit ensuite en une cavité assez volumineuse, plus haute que large. Sa moitié postérieure est en bonne partie occupée par une conque massive, à large attache latérale, qui ne se pédiculise qu'à son extrémité caudale. La conque antérieure correspond à une forte saillie oblique, appuyée sur la face latérale du tiers rostral du cavum. Les choanes, étroites et assez largement séparées l'une de l'autre, s'ouvrent sur toute la face ventrale du cavum. La fente choanale, en forme d'S, est tout aussi profonde que chez la plupart des Lézards et, s'il est vrai que le Sphénodon manque de conduit naso-pharyngé au sens strict du terme, la même remarque s'applique à de nombreux Lacertiliens. Le canal lacrymal débouche sur la marge latérale de la fente choanale, près de son extrémité rostrale. L'organe de Jacobson, peu développé et de structure très simple, est représenté par un tube légèrement aplati dorso-ventralement qui s'allonge sous la face médio-ventrale de la partie rostrale du cavum (Pl. V, A). Un court canal, partant de sa face latérale vers le milieu de sa longueur, débouche à l'angle ventro-rostral du cavum, emplacement qui correspond également à l'extrémité toute rostrale des choanes. La glande nasale externe est très peu développée et réduite à quelques tubes situés sur la face latérale du cavum ; son conduit excréteur s'ouvre, comme d'ordinaire, à la partie toute caudale du vestibule, sur sa face latérale. Il existe une très petite glande nasale médiale, débouchant à proximité de la précédente, mais sur la face ventrale du vestibule.

Dans la majeure partie de sa longueur, le vestibule est tapissé d'un épithélium épidermoïde, haut de 120 à 150 μ, dont la couche superficielle correspond à un stratum corneum relaxum en cours de desquammation (Pl. I, J). Au niveau de la jonction avec le cavum, l'épithélium stratifié n'est plus kératinisé et de petites cryptes muqueuses y apparaissent ; ces dernières sont constituées de cellules caliciformes apparemment identiques à celles de la muqueuse respiratoire. L'épithélium olfactif recouvre la moitié médiale du cavum dans sa partie antérieure, puis il s'étend progressivement à tout l'étage supérieur, y compris la face dorsale de la conque. L'épithélium sensoriel du Sphénodon comporte les trois catégories cellulaires habituelles, mais les cellules olfactives, faciles à reconnaître à leurs noyaux ovoïdes ou sphériques, de 6 à 7,5 μ × 7,5 à 10 μ, répartis dans la moitié basale de l'épithélium, sont un peu moins nombreuses que les cellules de soutien (Pl. III, A). Celles-ci sont pourvues de grands noyaux allongés, de 4 à 6 μ × 15 à 19 μ, situés en plusieurs rangées irrégulières au-dessus des précédents. L'extrémité apicale des cellules de soutien est occupée par le produit de sécrétion habituel, surtout abondant au voisinage de l'épithélium respiratoire. Encore que cela n'apparaisse pas très nettement sur nos préparations, il est probable que les cellules olfactives de *Sphenodon punctatus* sont pourvues de longs cils sensoriels, comme celles des autres Reptiles. Les glandes de Bowman sont nombreuses et de grande taille ; le tube glandulaire, dont la longueur peut être assez considérable, atteint souvent 200 μ de diamètre et la hauteur de l'épithélium dépasse normalement 30 μ. Les cellules glandulaires, prismatiques, sont séro-muqueuses et fortement APS-positives. En dehors des cellules basales, l'épi-

Source MNHN, Paris

thélium respiratoire n'est constitué que par deux catégories cellulaires principales : des cellules ciliées classiques et de grands mucocytes caliciformes, les premières dominant vers la fente choanale, les second à proximité de l'épithélium olfactif. Toutefois, à différents emplacements et notamment dans les angles du cavum, les mucocytes sont particulièrement nombreux, et, déprimant la membrane basale, forment de simples cryptes ou même de petites glandes sous-épithéliales entièrement dépourvues de cellules ciliées. Toute la partie inférieure de la fente choanale est revêtue d'une muqueuse malpighienne identique à celle du palais.

L'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson, haut de 124 à 136 μ, rappelle de près l'épithélium olfactif des fosses nasales. Toutefois, les cellules basales sont nettement plus abondantes, tandis que les cellules sensorielles ne représentent guère que le quart de l'ensemble des éléments cellulaires (Pl. VI, A). Leurs extrémités apicales semblent pourvues de microvillosités longues de 3 à 5 μ. La zone supra-nucléaire des cellules de soutien est le plus souvent vide de produit de sécrétion figuré. Aux rares emplacements où ce produit peut être décelé, il présente les affinités tinctoriales et les caractères histochimiques habituels. L'épithélium ventral, haut de 56 à 62 μ, est pseudostratifié et constitué de deux catégories cellulaires principales : des cellules ciliées classiques et non sécrétrices, à noyaux centraux et, en nombre inférieur, des cellules muco-séreuses prismatiques, souvent comprimées entre les précédentes, à noyaux plus ou moins basaux et dont le produit de sécrétion, pas très abondant, peut être situé à des niveaux variables de la région supra-nucléaire (Pl. V, 6).

La glande nasale externe, de très petite taille et non individualisée, est constituée par un petit nombre de tubes glandulaires. L'épithélium du conduit excréteur, d'allure pseudo-stratifiée, est essentiellement constitué par de hautes cellules muco-séreuses prismatiques, pourvues de noyaux sphériques centraux ; la partie apicale des corps cellulaires est occupée par un produit de sécrétion dense. (Pl. IX, E). Dans le fond des tubes, où l'épithélium est moins haut et où les cellules deviennent cubiques, on trouve au contraire surtout des mucocytes classiques. La partie moyenne des tubes, la plus longue, est occupée par un mélange de ces deux catégories cellulaires, la hauteur de l'épithélium et le pourcentage des éléments muco-séreux augmentant progressivement du fond vers le conduit excréteur. La constitution cellulaire de la glande nasale médiale est identique à celle de la glande nasale externe, mais le conduit excréteur est plus court.

Gekkonidae.

Tarentola mauritanica L.

Le vestibule, grossièrement cylindrique et entouré d'un anneau moyennement épais de tissu érectile, est relativement long. Il rejoint le cavum au niveau de son quart antérieur — donc en arrière de l'organe de Jacobson — sur sa face dorso-médiale. Cette zone de passage est marquée, d'un point de vue anatomique, par un léger rétrécissement dû à un plus grand développement du tissu érectile sous-jacent. Le cavum, de dimensions assez vastes, est en bonne partie occupé par une conque proéminente et aplatie, largement étendue dans le sens antéro-postérieur. Cette formation — et c'est là une structure qu'avec de multiples variations on retrouve chez de nombreux Squamates — s'amorce à l'angle que forment la face externe du vestibule et la face dorsale du cavum. Juste au-delà de la jonction du vestibule et du cavum, la conque apparaît en coupe transversale comme une saillie triangulaire sur la face dorsale du cavum. Très vite, sa base se divise en deux branches amincies dont l'une, courte, reste dorsale, tandis que l'autre, qui s'étend loin postérieurement, migre vers l'angle ventro-latéral du cavum. En même temps, la conque s'aplatit en une lame transversale qui délimite dans le cavum un étage supérieur et un étage inférieur.

Les choanes, assez largement séparées l'une de l'autre, s'ouvrent sous la moitié postérieure du cavum et, au-delà, se poursuivent sous la forme de deux dépressions latérales bientôt confondues. Un profond sillon choanal relie les narines internes à l'orifice de l'organe de Jacobson. Au fond de ce sillon qui s'enfonce en oblique dans la muqueuse palatine, le canal lacrymal forme une saillie proéminente ; l'orifice du canal, étroit mais très étendu longitudinalement, s'ouvre sur toute la moitié anté-

Source MNHN, Paris

rieure du sillon choanal et rejoint, rostralement, la face caudale du conduit de l'organe de Jacobson. Ce dernier est bien développé, mais légèrement aplati dorso-ventralement.

Les glandes nasales externes, de taille moyenne, commencent un peu en avant de l'organe de Jacobson, s'allongent sur la face latérale du vestibule et s'engagent ensuite dans la base de la conque. Du fait de l'aplatissement rapide de celle-ci, leur partie intra-conchale proprement dite s'étend peu postérieurement. Le conduit excréteur se dégage de la partie centrale de la glande et débouche sur la face latérale de la partie toute caudale du vestibule, à un niveau où celui-ci est déjà ouvert ventralement sur le cavum.

Le vestibule est entièrement revêtu d'un épithélium épidermoïde, haut de 6 à 10 μ seulement et composé de 4 assises cellulaires (Pl. I, A). Le stratum basale est net, le stratum spinosum mal différencié ; le stratum intermedium, formé de deux couches de cellules aplaties, au noyaux en galette, est partiellement surmonté d'une assise superficielle de cellules polyédriques, à noyaux ovoïdes et clairs. La desquammation est discrète et la kératinisation ne se termine que dans la lumière. L'épithélium épidermoïde du vestibule passe brusquement à l'épithélium olfactif, sauf à l'angle ventro-latéral où il est en contact avec l'épithélium respiratoire. L'épithélium olfactif occupe la partie dorso-médiale du cavum — c'est-à-dire le plafond, la face médiale et le tiers médial du plancher, ainsi que la plus grande partie de la face dorsale de la conque — tandis que l'épithélium respiratoire tapisse le reste de la cavité, soit la face externe, les deux tiers du plancher et la face ventrale de la conque. Au total, l'étendue relative de l'épithélium respiratoire paraît un peu inférieure à celle de l'épithélium olfactif. Ce dernier est de structure classique, avec des cellules de soutien pourvues de noyaux allongés (jusqu'à 2,5 × 14 μ), régulièrement alignés près de la partie apicale de l'épithélium ; le produit de sécrétion est assez abondant dans la partie supra-nucléaire des corps cellulaires. Les glandes de Bowman sont nombreuses et d'assez grande taille. L'épithélium respiratoire est composé, outre des cellules basales banales, de trois types cellulaires (Pl. III, G et IV, F). Les cellules ciliées, assez régulièrement réparties, représentent environ la moitié du total des éléments, sauf dans la fente choanale où elles dominent nettement. Le scellules érythrophiles, au contraire, sont toujours plus nombreuses à proximité de l'épithélium olfactif, ainsi que sur le plancher du cavum. Inversement, les mucocytes les remplacent plus ou moins sur la face ventrale de la conque et dans la partie postérieure du cavum. Le revêtement épithélial des choanes et du sillon choanal présente une nette asymétrie, car leurs faces dorso-médiales sont tapissées exclusivement de cellules érythrophiles et de cellules ciliées, leurs faces ventro-latérales de mucocytes et de cellules ciliées (Pl. IV, J).

Les cellules de soutien de l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson contiennent une quantité notable de produit de sécrétion. La zone de jonction de l'épithélium dorsal et de l'épithélium ventral est constituée par des cellules ciliées identiques à celles de l'épithélium ventral, mais moins hautes, et par de grands mucocytes classiques (Pl. V, F). Il n'y a pas de cellules muco-séreuses.

Les tubules de la glande nasale externe, étroits près de leur extrémité borgne (60 μ), s'élargissent progressivement jusqu'à 100 μ à proximité du conduit excréteur (Pl. VIII, A). Ils sont revêtus de cellules prismatiques, hautes d'environ 25 μ, à noyaux basaux sphériques et assez clairs. Les parties moyennes et apicales des cytoplasmes contiennent des « vacuoles » qui semblent résulter de l'extrusion d'un produit de sécrétion. Celui-ci ne subsiste, dans certaines cellules, que sous forme de traînées irrégulières, faiblement APS-positives, se colorant en bleu par la méthode de Ravetto et donnant assez fortement les réactions des protides. Une mucine acide y coexiste donc avec une quantité notable de protides. C'est là un type de produit de sécrétion très peu répandu chez les Lépidosauriens, mais que nous retrouverons dans quelques autres cas. Le conduit excréteur comporte un épithélium haut de 25 à 30 μ, parfois pseudo-stratifié, fait de cellules étroites dont les noyaux, coniques ou ovoïdes et assez riches en chromatine, sont disposés à différentes hauteur des corps cellulaires. Le produit de sécrétion, peu abondant, est fortement APS-positif, se colore en jaune par la méthode de Ravetto et contient une petite quantité de protides. Il s'agit donc de cellules muco-séreuses classiques. Le conduit excréteur ne devient épidermoïde qu'à proximité immédiate de son débouché dans le vestibule.

Source : MNHN, Paris

Gehyra variegata (Duméril et Bibron).

Les fosses nasales de *Geydra variegata* sont tout à fait semblables à celles de *Tarentola mauritanica*. Toutefois, dans l'organe de Jacobson, les mucocytes des zones de jonction des épithéliums dorsaux et ventraux sont remplacée par des cellules muco-séreuses. En outre, dans la glande nasale externe, le produit de sécrétion des cellules du fond des tubes est plus nettement APS-positif, tandis que les cellules muco-séreuses du conduit excréteur s'étendent assez largement dans l'arbre collecteur.

Coleonyx variegatus Baird.

Anatomiquement, les fosses nasales de *Coleonyx variegatus* sont identiques à celles des deux espèces précédentes. Comme chez *Tarentola*, l'épithélium des angles de l'organe de Jacobson contient à la fois des cellules ciliées et des mucocytes.

La glande nasale externe, toutefois, est assez particulière (Pl. VIII, B). La moitié aborale, borgne, des tubes constituée par des cellules franchement séreuses dont les grains de sécrétion, assez abondants, sont très riches en protides. La partie orale des tubes et la majeure partie du conduit excréteur sont formées de cellules prismatiques ou tronconiques, hautes de 22 µ en moyenne, étroites, dépourvues de produit de sécrétion figuré et dont les noyaux, ovoïdes et clairs, sont le plus souvent centraux. Il s'agit manifestement de cellules « striées » bien que ce caractère soit moins net que chez d'autres espèces. Près de son extrémité orale, le conduit excréteur est, sur une zone très courte, tapissé par des cellules séro-muqueuses pseudo-stratifiées, rappelant par leur forme les cellules muco-séreuses qui revêtent tout le conduit excréteur de *Tarentola*. Enfin, au voisinage immédiat de son débouché, le conduit excréteur devient épidermoïde comme d'ordinaire.

Phelsuma madagascarensis Gray.

Les fosses nasales de cette espèce ne diffèrent de celles de *Tarentola mauritanica* que par un vestibule un peu plus court, qui débouche sur la face dorso-médiale de la partie rostrale du cavum, au niveau de l'organe de Jacobson.

Hoplodactylus pacificus (Gray).

D'un point de vue anatomique, les fosses nasales de *Hoplodactylus pacificus* présentent un certain nombre de particularités. La principale est le développement bien moindre du vestibule, qui débouche à l'extrémité rostrale du cavum, à un niveau situé en avant de l'organe de Jacobson. Il va de soi que la moindre étendue du vestibule se solde par un développement également moindre du tissu érectile. Le cavum est évidemment plus allongé antérieurement que celui de *Tarentola* et, dans sa partie caudale, la conque s'arque ventralement. Le canal lacrymal s'ouvre seulement au voisinage immédiat du conduit de l'organe de Jacobson et non sur toute la moitié antérieure du sillon choanal. Les glandes nasales externes sont nettement moins développées que celles des espèces précédentes, bien que situées au même emplacement.

Les caractères histologiques généraux et la répartition des différentes catégories cellulaires de l'épithélium olfactif et de l'épithélium respiratoire sont les mêmes que chez *Tarentola* (Pl. IV, C), mais les glandes de Bowman paraissent nettement moins développées. Comme chez *Phelsuma madagascarensis*, l'épithélium qui sépare l'épithélium dorsal de l'épithélium ventral de l'organe de Jacobson est dépourvu de mucocytes ; on y trouve des cellules glandulaires ciliées identiques à celles de l'épithélium ventral et, surtout à l'angle latéral, des cellules muco-séreuses non ciliées, élaborant une mucine très acide (Pl. V, C et VI, G). Dans la glande nasale externe, les cellules muco-séreuses, régulièrement prismatiques, ne tapissent que la moitié orale du conduit excréteur. Tout le reste des tubes est revêtu de cellules élaborant un produit de sécrétion faiblement APS-positif, riche en protides et contenant une petite quantité d'une mucine très acide. Il n'y a pas de segments striés.

Source : MNHN, Paris

Pygopodidae.

Lialis burtonis Gray.

Comme chez *Phelsuma madagascarensis* le vestibule, modérément développé et entouré d'un anneau assez épais de tissu érectile, débouche à la partie rostrale du cavum, au niveau de l'organe de Jacobson. Le cavum a exactement la même structure que chez les Gekkonidae et les choanes s'ouvrent sous son tiers caudal. Le sillon choanal est bien marqué, mais le canal lachrymal ne débouche qu'à proximité immédiate du conduit de l'organe de Jacobson. Ce dernier est volumineux et nettement aplati dorso-ventralement. La glande nasale externe est bien développée ; son conduit excréteur, assez long, débouche à l'extrémité caudale du vestibule, à un niveau nettement rostral par rapport au corps de la glande.

L'épithélium de revêtement du vestibule, haut de 15 μ en moyenne, est de structure nettement épidermique (Pl. I, B). Toutefois, le stratum corneum est mince et tend à s'éliminer en plaques dès sa formation, sans que se constitue un véritable corneum compactum. L'épithélium olfactif, très étendu, occupe plus de la moitié de la superficie du cavum ; le pourcentage des cellules sensorielles y est cependant un peu moins élevé que chez les Gekkonidae (Pl. II, A). Les noyaux des cellules de soutien, ovoïdes, sont également plus volumineux et moins allongés. Les glandes de Bowman sont nombreuses et d'assez grande taille. L'épithélium respiratoire est localisé à la moitié latérale de l'étage inférieur du cavum et, dans le tiers rostral, à une mince bande à l'angle ventro-latéral. Il n'existe pas de cellules érythrophiles dans l'épithélium respiratoire, mais seulement de nombreux mucocytes de taille et de forme variés, élaborant une mucine acide, ainsi que les habituelles cellules ciliées. Ces dernières sont particulièrement nombreuses dans le sillon choanal. Dans l'organe de Jacobson, des cellules muco-séreuses tapissent le canal et sont mélangées, en petit nombre, à l'épithélium cilié ventral, celui-ci recouvrant les angles. Les capillaires pénètrent nettement dans l'épithélium sensoriel dorsal.

L'épithélium de la glande nasale externe est constitué de cellules séreuses et de cellules séro-muqueuses (Pl. IX, F). Dans les deux cas, il s'agit d'éléments prismatiques, à noyaux clairs, sphériques ou ovoïdes et assez proches du pôle basal lorsque l'épithélium n'est pas festonné. Le produit de sécrétion se présente sous la forme de gros grains érythrophiles, dépourvus de mucines acides. Ces deux catégories cellulaires sont irrégulièrement réparties dans toute la glande, y compris la majeure partie du conduit excréteur, mais les éléments séreux, APS-négatifs, dominent nettement. L'extrémité orale du conduit excréteur est revêtue d'un épithélium épidermoïde identique à celui du vestibule.

Xantusiidae.

Xantusia henshawi Steineger et *Xantusia vigilis* Baird.

Le vestibule, modérément long, est entièrement entouré d'un anneau épais de tissu érectile, sans qu'une véritable constriction marque le passage au cavum. Il rejoint celui-ci à son extrémité rostrale, au niveau de l'organe de Jacobson. Le cavum, assez vaste, est en bonne partie occupé par une conque de grande taille, du même type que celle des Gekkonidae, mais un peu moins développée postérieurement et plus épaisse. Les choanes, ouvertes sous la moitié caudale du cavum, présentent une structure très particulière, car leurs marges latérales s'avancent médialement au dessous des palatins, si bien que les fosses nasales ne communiquent plus avec la cavité buccale que par une fente sagittale unique, longue et très étroite. Cette structure se prolonge en arrière du cavum, délimitant ainsi jusqu'entre les orbites un véritable conduit naso-pharyngé impair, pourvu d'une étroite fente ventrale et médiane. Il n'existe pas de sillon choanal et le mince canal lacrymal débouche dans la lumière de l'organe de Jacobson, contre l'origine de son conduit. L'organe de Jacobson, bien développé, ne présente pas de particularité notable. Les glandes nasales externes sont de grande taille ; leur extrémité rostrale est située légèrement en avant de l'organe de Jacobson et, caudalement, elles s'enfoncent

Source : MNHN, Paris

profondément dans la conque. Leur conduit excréteur s'ouvre sur la face dorso-latérale du vestibule, au niveau de son débouché dans le cavum.

L'épithélium épidermoïde du vestibule rappelle tout à fait celui des Gekkonidae. L'épithélium olfactif, de structure classique, est très étendu, un peu moins cependant que chez *Lialis burtonis* ; il recouvre les parois dorsale, latérale, médiale et caudale du cavum, ainsi que la face supérieure de la conque. L'épithélium respiratoire est limité au plancher du cavum et à la face inférieure de la conque ; il tapisse bien entendu le conduit naso-pharyngé. Les glandes de Bowman sont nombreuses et bien développées. Les trois catégories cellulaires habituelles sont bien représentées dans l'épithélium respiratoire, les cellules érythrophiles étant particulièrement nombreuses sur le plancher du cavum et la face inférieure de la conque, les mucocytes sur la face latérale de l'étage inférieur et dans le conduit naso-pharyngé. Dans l'organe de Jacobson, les cellules muco-séreuses sont localisées aux angles et le canal est principalement tapissé par l'épithélium pavimenteux du plafond buccal.

L'extrémité borgne des tubes de la glande nasale externe est constituée par des cellules séro-muqueuses prismatiques ou cubiques, hautes de 8 à 10 μ, entourant une lumière qui ne dépasse pas 3 μ de diamètre. Ces éléments sont pourvus de petits noyaux basaux et d'un cytoplasme réticulé, faiblement acidophile et presque toujours entièrement vidé de tout produit de sécrétion. Lorsqu'il subsiste, celui-ci apparaît fortement APS-positif, riche en protides et dépourvu de mucines acides (Pl. VIII, C). Tout le reste des tubes est tapissé de cellules striées tout à fait caractéristiques, hautes de 30 à 35 μ. Ces segments striés représentent la majeure partie du corps de la glande. A son extrémité orale, le conduit excréteur est revêtu d'un épithélium épidermoïde peu épais (8 μ).

Iguanidae.

Iguana iguana (L.).

Le vestibule, relativement large et assez long, entouré sur toute sa longueur d'un anneau peu épais de tissu érectile, débouche sur la face dorso-latérale du cavum, près de son extrémité rostrale, un peu en arrière de l'organe de Jacobson. Le cavum, assez haut et légèrement aplati latéralement, est en bonne partie occupé par une conque volumineuse ; celle-ci, triangulaire sur coupes transversales, est attachée à la face dorso-latérale, puis dorsale, du cavum et s'individualise en avant de la jonction du vestibule et du cavum. Les choanes, étroites du fait de l'extension latérale de leur marge médiale, sont situées en position assez rostrale ; elles s'ouvrent à peu de distance de l'organe de Jacobson et se ferment au niveau de la partie postérieure de l'attache de la conque. Le conduit naso-pharyngé est réduit à deux gouttières situées très latéralement. Le très court sillon choanal correspond probablement à l'orifice étroit, mais allongé longitudinalement, du canal lacrymal dont la marge rostrale atteint l'orifice de l'organe de Jacobson et la marge caudale les choanes. L'organe de Jacobson est de structure normale, mais plutôt petit. Les glandes nasales externes, massives, sont en quasi-totalité intra-conchales. Leur bref conduit excréteur, qui se dégage de la partie moyenne de la glande, débouche sur la face dorso-médiale de la partie rostrale de la conque, dans une languette de tissu épidermoïde prolongeant dans le cavum la face latérale du vestibule.

L'épithélium vestibulaire, tout à fait semblable à celui de *Lialis burtonis* — c'est-à-dire haut de 15 μ en moyenne et de structure presqu'épidermique — passe dorsalement à l'épithélium olfactif et ventralement à l'épithélium respiratoire. Le premier tapisse globalement la moitié supérieure du cavum, ainsi que les faces dorso-latérale et dorso-médiale de la conque, le second occupant la moitié inférieure du cavum et la face ventrale de la conque. Dans l'épithélium olfactif, par ailleurs de structure classique, les noyaux des cellules de soutien, petits, souvent allongés et assez riches en chromatine, sont rangés de façon très irrégulière et souvent plus ou moins mélangés aux noyaux des cellules olfactives. Les glandes de Bowman sont nombreuses, de tailles moyenne et assez courtes. On retrouve dans l'épithélium respiratoire les trois types cellulaires habituels. Les cellules érythrophiles, largement majoritaires dans les zones proches de l'épithélium olfactif, sont rares ou absentes ailleurs, l'épithélium respiratoire étant alors principalement ou exclusivement composé de mucocytes et de cellules ciliées ;

Source : MNHN, Paris

ces dernières sont presque seules sur les lèvres des choanes, où elles recouvrent l'épithélium pavimenteux stratifié du plafond buccal. Dans l'organe de Jacobson, la zone de transition entre l'épithélium dorsal et l'épithélium ventral, ainsi que le conduit, sont tapissés par les cellules glandulaires ciliées de l'épithélium ventral ; toutefois, quelques petites cellules muco-séreuses non ciliées sont éparpillées au sein de l'épithélium ventral et elles dominent au voisinage immédiat de l'épithélium sensoriel. Les cellules ciliées sont très pauvres en produit de sécrétion (Pl. V, E).

Les tubes de la glande nasale externe sont, à première vue, composés de trois catégories cellulaires différentes : des cellules muqueuses dans l'extrême fond des tubes, des cellules claires et des cellules sombres plus ou moins mélangées ailleurs, les premières dominant dans la partie moyenne et les secondes dans la partie orale des tubes (Pl. IX, G). Les cellules muqueuses sont cubiques ou légèrement prismatiques, hautes de 7 à 8 μ et pourvues de noyaux basaux, plus ou moins aplatis et riches en chromatine. La hauteur des deux autres catégories cellulaires croît progressivement de 8 μ près du fond des tubes à 20 μ dans le conduit excréteur. Les cellules claires, sphériques ou ovoïdes, sont pourvues de noyaux centraux qui peuvent être sphériques et clairs ou plus ou moins ratatinés et chromophiles ; le cytoplasme est finement réticulé. Les cellules sombres, prismatiques et étroites, ont des noyaux ovoïdes et allongés, souvent situés en deux rangées placées respectivement au niveau du milieu et du quart basal de l'épithélium ; leur cytoplasme est dense, mais dépourvu de produit de sécrétion figuré. En microscopie photonique, ces deux types cellulaires paraissent légèrement striés et il existe entre eux de nombreuses formes intermédiaires. Il serait très souhaitable que la glande nasale externe de *Iguana iguana*, dont la structure est assez particulière, soit étudiée en microscopie électronique. Dans sa moitié orale, le conduit excréteur est recouvert par un épithélium épidermoïde très semblable à celui du vestibule.

Chalarodon madagascariensis Peters.

Le vestibule, cylindrique et de longueur moyenne, entouré d'un anneau épais de tissu érectile, s'infléchit latéralement au niveau du cavum, s'ouvre à l'angle dorso-latéral de ce dernier par un orifice assez étroit, situé juste en arrière du niveau de l'organe de Jacobson et se termine au-delà de cette jonction en un cul de sac élargi. Le cavum a, sur coupes transversales, la forme d'un S oblique, avec un arc dorso-médial et un arc ventro-latéral, le vestibule (et plus en arrière les glandes nasales externes) étant situé en position latérale par rapport au premier arc, en position dorsale par rapport au second. Il n'y a pas de conque proprement dite, simplement une longue et large saillie longitudinale, dorso-latérale, qui donne au cavum sa forme caractéristique. Les choanes s'ouvrent sur les deux tiers antérieurs du cavum et se prolongent caudalement, comme chez *Iguana iguana*, par deux larges gouttières naso-pharyngées, d'abord très latérales, puis qui confluent en un sillon inter-orbitaire médian, peu profond. Le sillon choanal, confondu sur toute sa longueur avec la fente longitudinale du canal lacrymal, est profond mais assez court. L'organe de Jacobson est plutôt petit ; en outre, l'épithélium « dorsal » est placé médialement et l'épithélium « ventral » latéralement. Les glandes nasales externes, aplaties mais assez bien développées au total, surmontent les faces dorsales et dorso-latérales du cavum, sur à peu près toute la longueur des choanes. Le conduit excréteur, apparemment court, ne figure pas sur nos coupes.

L'épithélium kératinisé du vestibule, haut de 8 à 10 μ, est de structure classique (Pl. I, C). Quelques cellules alvéolaires existent au niveau du léger rétrécissement qui marque le passage de l'épithélium épidermoïde à l'épithélium olfactif, passage qui ne correspond pas au débouché anatomique dans le cavum, mais est situé à l'intérieur de ce dernier. L'épithélium olfactif, modérément développé, tapisse la moitié dorso-médiale du cavum, sur toute sa longueur. Les glandes de Bowman sont nombreuses et d'assez grande taille. L'épithélium respiratoire comporte les trois catégories cellulaires habituelles. Particulièrement nombreuses, les cellules érythrophiles sont réparties assez régulièrement, y compris dans les gouttières naso-pharyngées et le sillon choanal. Outre son orientation particulière, l'organe de Jacobson est caractérisé par un faible pourcentage de cellules sensorielles, mais les caractères histologiques fondamentaux sont conservés (Pl. V, B). Les glandes nasales externes sont principalement constituées par de grands canaux striés, à lumière étroite, dont le diamètre varie entre 60

Source : MNHN, Paris

et 90 μ (Pl. VIII, D et X, A). Ils sont revêtus par des cellules striées étroites, à noyaux allongés et assez riches en chromatine ; si certains éléments paraissent un peu plus volumineux, avec un cytoplasme un peu moins dense, il n'y a pas de véritables cellules « claires ». La moitié profonde des tubes, très rétrécie et dont le diamètre ne dépasse pas 20 μ, est tapissée de petites cellules muco-séreuses cubiques, hautes de 7 à 9 μ, à noyaux basaux, irréguliers et chromophiles.

Uta graciosa Hallowell.

Le vestibule, cylindrique est assez étroit, entièrement entouré d'un large anneau de tissu érectile, s'étend jusqu'à la partie postérieure du cavum, dont il constitue en réalité le fond. Aplati dorso-ventralement et dépourvu de conque, le cavum est situé en position ventrale et latérale par rapport au vestibule. Les choanes s'ouvrent sur les deux tiers antérieurs du cavum et se prolongent postérieurement en deux gouttières naso-pharyngées qui s'effacent peu à peu au niveau du cul de sac caudal du cavum. Le sillon choanal est court mais bien marqué et le large canal lacrymal y débouche à sa partie rostrale. L'organe de Jacobson est de structure normale, mais peu développé. Les glandes nasales externes, d'assez grande taille, commencent nettement en arrière de l'organe de Jacobson, mais s'étendent en direction caudale jusqu'au delà du cavum. Chaque glande est située latéralement par rapport au vestibule et dorsalement par rapport au cavum. Le conduit excréteur, très court, quitte la glande au niveau de son quart caudale et débouche au point de jonction du vestibule et du cavum, c'est-à-dire dans le cas présent, à l'extrémité postérieure et dorso-latérale du cavum.

L'épithélium épidermoïde du vestibule est particulièrement mince (4 à 6 μ de haut), mais du même type que chez *Lialis* et tous les Iguanidae. L'épithélium olfactif tapisse la zone entourant l'orifice du vestibule dans le cavum et s'avance rostralement en deux languettes, l'une dorsale assez large qui atteint le tiers rostral du cavum, l'autre ventrale qui ne dépasse guère le niveau de la fente postérieure des choanes. Au total, l'étendue de l'épithélium olfactif correspond approximativement au tiers de la surface du cavum. Sauf dans une très petite zone du plafond, la hauteur de l'épithélium olfactif est égale ou inférieure à 50 μ. La zone supra-nucléaire des cellules de soutien n'est pas diminuée pour autant, si bien que les noyaux se trouvent situés presqu'à mi-hauteur des corps cellulaires. Les noyaux des cellules sensorielles sont ainsi localisés à la moitié basale de l'épithélium, où ils forment 2 ou au plus 3 rangées irrégulières. Dans une petite lentille dorsale située en avant du débouché du vestibule, la hauteur de l'épithélium sensoriel atteint 75 μ et les noyaux des cellules olfactives sont sur 3 ou 4 rangées. Les glandes de Bowman sont très peu nombreuses et localisées au voisinage du débouché du vestibule, mais de taille normale. L'épithélium respiratoire est surtout caractérisé par l'abondance des cellules érythrophiles, nettement plus nombreuses que les mucocytes sauf dans la fente choanale, la gouttière naso-pharyngée et le sillon choanal. D'un point de vue histologique, l'organe de Jacobson ressemble à celui de *Chalarodon madagascarensis*.

Les glandes nasales externes sont caractérisées par le grand développement des canaux striés qui, comme chez *Chalarodon*, constituent plus de la moitié du volume de l'organe. Dans leur moitié aborale les tubes, très rétrécis, sont tapissés de petites cellules cubiques, à noyaux plus ou moins basaux, généralement irréguliers et riches en chromatine ; les cytoplasmes, réticulés ou vacuolaires, sont entièrement dépourvus de produit de sécrétion figuré. Comme d'habitude, l'extrémité orale du conduit excréteur est tapissée d'un épithélium épidermoïde.

Uma inornata Cope.

Dans l'ensemble, les fosses nasales de *Uma inornata* ressemblent de près à celles de *Uta graciosa*. Toutefois, l'organe de Jacobson, situé sous les narines, est d'assez petite taille, plus ou moins aplati et orienté comme chez *Chalarodon*. Le pourcentage des cellules sensorielles y est particulièrement faible. L'épithélium olfactif a la même répartition et le même développement que chez *Uta*, à ceci près que sa hauteur maximale ne dépasse pas 60 μ. Dans la glande nasale externe, les cellules cubiques du fond des tubes contiennent une petite quantité de produit de sécrétion. Celui-ci est fortement APS-positif, riche en protides et dépourvu de mucines acides. Il s'agit donc de cellules séro-muqueuses classiques.

Source : MNHN, Paris

Phrynosoma mcalli Hallowell.

L'orifice des narines est situé au niveau de l'organe de Jacobson, position assez postérieure pour un Iguanidae. Le vestibule, plus ou moins circulaire et entouré sur toute sa longueur d'un anneau épais de tissu érectile, s'étend en direction dorso-caudale et débouche à l'extrémité dorso-caudale du cavum (Pl. III, F). L'orifice de jonction est assez large pour qu'une coupe transversale faite à ce niveau montre une cavité à grand axe vertical, dont la moitié supérieure correspond au vestibule et la moitié inférieure au cavum. Ce dernier, bien qu'un peu plus court et moins aplati dorso-ventralement que chez *Uta*, est de structure comparable. Du fait de la brièveté du museau et de la position assez rostrale des choanes, le sillon choanal, assez peu profond, est très court ; le large canal lacrymal y débouche à sa partie moyenne. L'organe de Jacobson est d'assez petite taille et de structure classique. Les glandes nasales externes sont assez volumineuses et surtout très massives ; elles commencent au niveau de la marge antérieure des choanes et, situées latéralement par rapport au vestibule et dorsalement par rapport au cavum, s'étendent jusqu'à l'extrémité caudale de ce dernier. Leur conduit excréteur débouche sur la face latérale du vestibule, à l'endroit où celui-ci est déjà ouvert par son plancher sur le cavum.

Sauf au voisinage des narines, la hauteur de l'épithélium épidermoïde du vestibule varie entre 6 et 12 μ. L'épithélium olfactif est localisé à une zone restreinte entourant le débouché du vestibule (Pl. III, F). Dans l'ensemble, il ne recouvre qu'à peine le quart de la surface du cavum, peut-être moins, mais dans la majeure partie de cette zone sa hauteur (80 μ) et sa structure sont comparables à celles de la partie épaissie de l'épithélium olfactif de *Uta*, avec 3 à 4 assises de cellules sensorielles. Dans l'épithélium respiratoire, cellules érythrophiles et mucocytes sont également abondants sur le plancher et les faces latérales et médiales de la partie rostrale du cavum ; les cellules ciliées dominent largement dans le sillon choanal et la fente choanale. Dans l'organe de Jacobson, le pourcentage des cellules sensorielles et relativement faible (Pl. VI, D). Comme chez les autres Iguanidae, les cellules ciliées de l'épithélium ventral recouvrent les angles et sont très pauvres en produit de sécrétion. La glande nasale externe est tout à fait semblable à celle de *Uta*. Toutefois, dans quelques cellules du fond des tubes, il subsiste une petite quantité d'un produit de sécrétion APS-positif, riche en protides et dépourvu de mucines acides.

Anolis cristatellus Duméril et Bibron.

Le vestibule, circulaire et entouré d'un anneau modérément épais de tissu érectile, est relativement long comme on pouvait s'y attendre du fait de l'allongement du museau, mais il débouche à l'extrémité toute rostrale du cavum, le passage de l'un à l'autre n'étant marqué que par un léger rétrécissement. Le cavum a la forme d'un simple sac allongé, aplati dorso-ventralement et élargi en arrière, dépourvu de conque ou de repli particulier. Les choanes s'ouvrent sous le quart postérieur du cavum et se continuent par une simple dépression palatine. Le repli choanal latéral, à peine ébauché, sur la face latérale des choanes, se poursuit en avant de celles-ci sous la forme d'un canal aplati qui débouche à proximité immédiate de l'orifice de l'organe de Jacobson (Pl. IV, K). Le canal lacrymal rejoint ce « canal choanal » vers le milieu de sa longueur, mais les deux conduits restent néanmoins bien individualisés. L'organe de Jacobson, très peu développé, consiste en une simple chambre piriforme et l'éminence fungiforme est réduite à une légère saillie sur la face latéro-rostrale. La glande nasale externe, plus ou moins cylindrique en avant et modérément développée, commence au niveau de l'organe de Jacobson, en position latérale par rapport au vestibule et s'étend, en s'aplatissant progressivement, sur la face dorsale du cavum, jusqu'à la moitié environ de sa longueur. Le conduit excréteur, très court, quitte la glande près de son extrémité rostrale.

L'épithélium kératinisé du vestibule ne présente aucune particularité notable. L'épithélium olfactif, dont la hauteur ne dépasse pas 50 μ, est localisé à la face médio-dorsale de la moitié rostrale du cavum. Les noyaux des cellules de soutien siègent, en une rangée irrégulière, à mi-hauteur des corps cellulaires, les noyaux des cellules olfactives, sur une ou parfois deux rangées, dans le tiers basal de l'épithélium. Bien qu'ils soient peu nombreux, les cils sensoriels existent. Les glandes de Bowman

Source : MNHN, Paris

sont de petite taille, mais relativement mieux développées que l'épithélium olfactif proprement dit. L'épitbélium respiratoire, composé des trois types cellulaires habituels, est caractérisé par une nette tendance à la formation de plis ou de cryptes au niveau des angles latéraux et des extrémités antérieure et postérieure. Les cellules érythrophiles sont surtout abondantes au voisinages de l'épithélium olfactif. L'épithélium du canal choanal est à peu près exclusivement composé de mucocytes et de cellules ciliées.

La face ventro-latérale et rostrale de l'organe de Jacobson est tapissée d'un épithélium cilié classique, pauvre ou très pauvre en produit de sécrétion. Sur la face médio-dorsale et caudale, l'épithélium sensoriel atteint 110 μ de haut. Les noyaux des cellules de soutien restent assez proches du pôle apical et le reste de l'épithélium est occupé par les noyaux des cellules sensorielles. L'extrémité apicale de ces dernières est pouvue de formation rappelant les micro-villosités d'autres espèces, mais si développées que leur nature mériterait d'être confirmée en microscopie électronique. Il existe de nombreuses petites flaques de colloïde dans le tiers basal de l'épithélium et, de chaque côté, au beau milieu de la face dorso-médiale élargie, une grosse vésicule ciliée. En outre, bien des noyaux sont ratatinés ou même picnotiques. Les cellules muco-séreuses sont relativement nombreuses, au voisinage de l'origine du canal et aussi parmi les cellules ciliées de la face ventro-latérale. Le canal est épidermoïde. Le nerf voméro-nasal est très peu développé, mais ses petites branches se répartissent de la façon habituelle sur la membrane basale de l'épithélium sensoriel.

Des canaux striés classiques occupent plus de la moitié du volume de la glande nasale externe (Pl. VIII, E), la partie profonde des tubes étant tapissée par de petites cellules cubiques tout à fait comparables à celle de *Uma* et *Phrynosoma*.

Anolis pulchellus Duméril et Bibron, *Anolis evermanni* Stejneger et *Anolis stratulus* Cope.

D'un point de vue anatomique, la seule différence avec *Anolis cristatellus* est représentée par le développement de la glande nasale externe. Chez *A. stratulus* et *A. evermanni* la glande, peu développée, ne dépasse pas en arrière le niveau de l'épithélium respiratoire qui tapisse le cul de sac antérieur du cavum. Chez *A. pulchellus*, la glande est très légèrement plus allongée en arrière, sans atteindre cependant le développement de celle de *A. cristatellus*.

Les caractères histologiques des fosses nasales de ces trois Anolis sont tout à fait semblables à ceux de l'espèce précédente. Tout au plus peut-on noter l'absence de vésicules ciliées dans l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson et la moindre abondance des flaques de colloïde. Dans la glande nasale externe, les segments striés sont de petite taille chez *A. pulchellus*, mal différenciés chez *A. evermanni* et pratiquement absents chez *A. stratulus* (Pl. IX, H) où, à l'exception d'une courte partie du conduit excréteur, la glande est entièrement constituée par des tubes tapissés de cellules cubiques dépourvues de produit de sécrétion figuré.

Agamidae.

Physignatus longirostris (Boulenger).

Les narines, latérales, s'ouvrent un peu en arrière du niveau de l'organe de Jacobson. Le vestibule, grossièrement cylindrique et entouré d'un anneau moyennement épais de tissu érectile, décrit une courbe qui le ramène en avant des narines et médialement, puis après un trajet en direction caudale, il s'unit à la partie rostro-médiane du cavum, la jonction commençant sur la face ventro-latérale du vestibule. Le cavum a à peu près la même forme que celui de *Chalarodon*, à cecí près que l'S qu'il forme en coupe transversale est pratiquement horizontal et que la saillie dorso-latérale, plus accentuée, amorce déjà une véritable conque. Les choanes, assez latérales, s'ouvrent sous les trois quarts antérieurs du cavum et la gouttière qui prolonge postérieurement cbacune d'elles s'efface rapidement. Le sillon inter-orbitaire est peu accentué. Le sillon choanal est large et profond et le canal lacrymal y forme une étroite gouttière saillante, ouverte sur toute sa longueur. L'organe de Jacobson, d'assez petite taille, présente la même orientation latérale que chez *Chalarodon*. La glande nasale externe,

Source MNHN, Paris

peu développée, est logée pour la plus grande part dans la saillie dorsale du cavum formant une amorce de conque. Son conduit excréteur, court, débouche sur la face externe du vestibule, au point de jonction de l'épithélium kératinisé et de l'épithélium respiratoire.

Tout le vestibule est revêtu d'un épithélium épidermoïde un peu plus épais que celui des Iguanidae, mais de même structure, c'est-à-dire pourvu d'un stratum corneum mince et rapidement éliminé dans la lumière. L'épithélium olfactif tapisse le tiers médial du cavum et domine dans le cul de sac postérieur, tandis que l'épithélium respiratoire occupe en totalité l'extrémité rostrale du cavum, en avant du débouché du vestibule, puis se restreint progressivement à la face latérale. L'épithélium olfactif, modérément développé, ne dépasse pas 85 μ de haut. Les noyaux des cellules de soutien sont ovoïdes, plus grands et moins riches en chromatine que ceux des cellules olfactives. Les glandes de Bowman, de dimension irrégulières, sont peu nombreuses. Les cellules érythrophiles de l'épithélium respiratoire sont rares et totalement absentes dans le sillon choanal. Les mucocytes eux-mêmes sont assez peu nombreux et souvent pauvres en produit de sécrétion, tandis que les cellules ciliées dominent largement (Pl. IV, I). Dans l'organe de Jacobson, le pourcentage des cellules sensorielles est relativement faible et il n'existe que de trés rares cellules muco-séreuses, éparpillées dans l'épithélium cilié qui tapisse également les zones de transition et la plus grande partie du conduit. Les cellules ciliées ne contiennent que peu ou pas de produit de sécrétion.

La partie épithéliale de la glande nasale externe est peu développée par rapport au tissu conjonctif. Les tubes sont tapissés de cellules cubiques, hautes de 8 μ en moyenne, à noyaux sphériques basaux ; toute la partie apicale des corps cellulaires est remplie d'un produit de sécrétion érythrophile, APS-positif, dépourvu de mucines acides mais riche en protides. Les cellules du court conduit excréteur sont apparemment de même nature que les précédentes, bien que plus hautes (elles atteignent 15 μ) et ne contenant qu'une trés petite quantité de produit de sécrétion. Il n'y a pas de segment strié et l'extrémité orale du conduit excréteur est épidermoïde.

Amphibolurus reticulatus Gray.

Anatomiquement, le vestibule et le cavum ont la même structure que ceux de *Physignatus*, à ceci près que la saillie longitudinale dorsale, encore plus développée, forme une véritable conque. La situation des choanes est la même que chez l'espèce précédente mais le sillon choanal, tout aussi profond, est moins large ; le canal lacrymal y occupe la même position. L'organe de Jacobson, d'assez petite taille, est situé obliquement par rapport à la norme, la face « dorsale » étant en position dorso-médiane et la face « ventrale » en position ventro-latérale. La glande nasale externe, bien développée, commence au niveau de l'organe de Jacobson, s'étend latéralement par rapport au cavum, puis s'enfonce dans la conque. Son orifice excréteur débouche à la partie toute postérieure du vestibule, dans l'angle ventro-latéral.

L'histologie des fosses nasales sensu stricto ne diffère de celle de *Physignatus* que par quelques détails. Les noyaux des cellules olfactives sont régulièrement sphériques et ceux des cellules de soutien forment une rangée très régulière. Les glandes de Bowman sont plus nombreuses et il en est de même des cellules érythrophiles de l'épithélium respiratoire. Enfin, le conduit de l'organe de Jacobson est en majeure partie tapissé d'un épithélium épidermoïde. Les cellules recouvrant le fond des tubes de la glande nasale externe sont tout à fait semblables à celles de *Physignatus*, mais la partie moyenne de l'arbre collecteur et le conduit excréteur sont revêtus d'un épithélium haut de 35 à 40 μ, comportant des cellules de forme variée, à striation moins nette que celle des éléments correspondants de la plupart des Iguanidae. Les unes sont des cellules ovoïdes, avec un cytoplasme peu dense et de gros noyaux centraux, ovoïdes et clairs, d'autres sont fusiformes ou prismatiques et très étroites, avec un cytoplasme très dense et des noyaux allongés assez riches en chromatine, tous les intermédiaires entre ces deux aspects étant largement représentés.

Diporiphora australis (Steindachner).

Bien que le museau de cette espèce soit moins allongé, les fosses nasales ont dans l'ensemble la même structure que celles de *Physignatus longirostris* (Pl. II, B et VI, F). C'est le cas en particulier

Source : MNHN, Paris

pour la glande nasale externe, peu développée et dépourvue de cellules striées (Pl. VIII, F). Toutefois, l'épithélium du conduit de l'organe de Jacobson est en majeure partie recouvert par une muqueuse malpighienne analogue à celle du palais et, par ailleurs, il existe une véritable conque comme chez *Amphiblurus*.

Liolepis belliana (Gray).

Les narines sont situées en position latérale et assez rostrale. Juste au delà, le vestibule apparaît très comprimé, au point que sa lumière devient presque virtuelle. Il s'élargit ensuite et, toujours entouré d'un anneau assez épais de tissu érectile, débouche sur la face latérale du cavum, presqu'à son extrémité rostrale, juste en arrière de l'organe de Jacobson. Le cavum lui-même est tout d'abord assez haut et étroit, sa face latérale formant une volumineuse saillie occupée par la glande nasale externe. Plus en arrière, ce renflement se pédiculise assez brusquement et devient une véritable conque, à attache latérale. Cette conque disparaît d'ailleurs assez rapidement, si bien que l'espace ante-orbitaire est vaste. Les choanes, étroites et assez latérales, s'ouvrent au niveau du débouché du vestibule dans le cavum et se poursuivent en arrière de ce dernier sous la forme d'une double et profonde gouttière naso-pharyngée qui s'efface progressivement. Le sillon inter-orbitaire est peu marqué. Le canal lacrymal s'ouvre sur la marge latérale de la fente choanale, près de son extrémité rostrale et forme une gouttière profonde au fond du sillon choanal, jusqu'à l'orifice de l'organe de Jacobson. Ce dernier est d'assez petite taille et orienté obliquement, comme chez *Amphiblurus*. Au contraire, la glande nasale externe est très développée et massive ; elle commence à l'extrémité postérieure du vestibule et se termine dans la petite conque pédiculisée.

Le revêtement du vestibule ne diffère pas de celui des autres Agamidae étudiés ici. L'épithélium olfactif commence au débouché du vestibule, sur les faces dorsale et médiale du cavum et il s'étend un peu sur la face latérale au niveau de la conque. Au total, son étendue est égale ou légèrement inférieure à celle de l'épithélium respiratoire qui tapisse entièrement la partie toute rostrale du cavum, en avant de sa jonction avec le vestibule. Les cellules de soutien sont de structure classique, les cellules sensorielles pourvues, comme chez *Physignatus*, de noyaux petits et souvent plus ou moins ratatinés. Dans l'épithélium respiratoire, les cellules érythrophiles sont un peu plus nombreuses que chez *Physignatus*, étroites et pourvues d'un produit de sécrétion assez fortement APS-positif, souvent localisé à la partie toute apicale. La marge inférieure des choanes est revêtue d'un épithélium épidermoïde. La partie profonde des tubes de la glande nasale externe est tapissée de cellules prismatiques, hautes de 12 à 18 μ, à noyaux sphériques basaux ou parfois centraux, entièrement dépourvues de produit de sécrétion. Tout le reste des tubes, l'arbre collecteur et la plus grande partie du conduit excréteur sont revêtus d'un épithélium haut de 45 à 65 μ, constitué par des cellules striées classiques.

Chamaeleonidae.

Brookesia spectrum Bucholz.

Le vestibule est assez court, aplati dorso-ventralement et entouré d'un anneau de tissu érectile particulièrement épais du côté ventro-latéral (Pl. I, I). S'élargissant, le vestibule débouche sans solution de continuité dans la partie rostrale du cavum, l'épithélium kératinisé se poursuivant un peu plus loin sur la face latérale où débouche le conduit excréteur de la glande nasale externe. Le cavum, de petite taille, a la forme d'un simple sac allongé longitudinalement. Les choanes s'ouvrent sous les deux tiers postérieurs du cavum ; tout d'abord largement séparées l'une de l'autre, elles convergent postérieurement et, par effacement de la saillie médiane qui les séparait antérieurement, se réunissent en une large fente unique. Celle-ci se rétrécit peu à peu et se transforme en un profond sillon naso-pharyngé qui se confond avec le sillon inter-orbitaire. Vu par la face ventrale, l'orifice des choanes et le sillon naso-pharyngé dessinent donc un Y à branche unique caudale. Le canal lacrymal débouche sur la marge latérale de la partie rostrale de la fente choanale et se poursuit, sous la forme d'une simple gouttière, jusqu'à l'emplacement supposé de l'organe de Jacobson. Un léger sillon, sur la marge externe

Source : MNHN, Paris

de cette gouttière, correspond sans doute au sillon choanal. L'organe de Jacobson est totalement absent chez l'adulte. La glande nasale externe, très peu développée, commence au niveau de l'extrémité caudale du vestibule et s'étend sur la face latérale du cavum jusqu'un peu au-delà de l'ouverture des choanes.

Le vestibule est entièrement tapissé d'un épithélium épidermoïde haut de 12 à 18 μ. Le stratum corneum ne se forme qu'au voisinage des narines et, au-delà, c'est le stratum intermedium, voire le stratum spinosum, qui constitue l'assise superficielle. L'épithélium olfactif, ou tout au moins la structure qui s'en rapproche, est limité à une simple lentille sur le plafond du cavum, au niveau de son tiers rostral ; sa surface représente moins de 10 % de celle du cavum. Dans sa partie la plus haute, l'épithélium olfactif atteint 75 μ. Les noyaux des cellules de soutien, ovoïdes ou de forme irrégulière, parfois extrêmement condensés et chromophiles, sont situés à des emplacements variables dans les deux tiers basaux des corps cellulaires (Pl. II, C). Toute la zone supra-nucléaire est occupée par des grains de sécrétion abondants, fortement APS-positifs, riches en mucines acides et en protides. Les noyaux des cellules olfactives, petits et sphériques, sont pour la plupart entassés dans la moitié ou le tiers basal de l'épithélium. Une mince tige apicale atteint la surface épithéliale ; celle-ci étant recouverte d'une épaisse couche de mucus, nous ne pouvons affirmer l'absence de cils sensoriels, mais s'ils existent ces organites sont rares, courts et non orientés. Il n'y a aucune trace de glande de Bowman dans le chorion. Le nerf olfactif est fort petit et ses branches rares, mais le contact entre les fibres nerveuses et la membrane basale paraît tout à fait normal. Dans l'épithélium respiratoire, les cellules érythrophiles n'existent qu'au voisinage de l'épithélium olfactif ; elles forment une bande très étroite sur la face dorso-médiale du cavum, mais s'étendent davantage sur la face latérale où elles sont mélangées à des cellules ciliées. En fait, ces cellules érythrophiles, prismatiques et à noyaux baxaux, ressemblent de près aux cellules de soutien de l'épithélium olfactif ; le produit de sécrétion paraît identique dans les deux cas et il est très possible que ces éléments constituent en réalité une seule catégorie cellulaire (Pl. IV, B). Le reste de l'épithélium respiratoire et le sillon choanal sont constitués exclusivement de mucocytes et de cellules ciliées, en nombre à peu près égal.

Les tubes de la glande nasale externe, contournés mais non ou très peu ramifiés et assez larges, sont tapissés par des cellules muco-séreuses cubiques ou prismatiques, hautes de 8 à 12 μ, à noyaux basaux, en général dépourvues de tout produit de sécrétion ; lorsqu'il existe, ce dernier se présente sous la forme de grains supra-nucléaires ou apicaux, cyanophiles, APS-positifs, contenant des mucines acides et une petite quantité de protides (Pl. X, B). Les cellules basales, coniques et à prolongement luminal très net, sont nombreuses. Le conduit excréteur comporte 2 ou 3 assises cellulaires et est nettement kératinisé dans sa partie terminale.

Lacertidae.

Lacerta muralis (Laurenti).

Le vestibule, très court, débouche dans le cavum au niveau de la partie antérieure de l'organe de Jacobson, la jonction étant anatomiquement marquée par un léger rétrécissement. Le passage de l'épithélium épidermoïde à l'épithélium olfactif se fait tout d'abord sur la face médiale, puis sur la face latérale du vestibule où débouche le conduit excréteur de la glande nasale externe. Le tissu érectile, peu développé, ne forme une masse relativement importante qu'au voisinage des narines, puis sur la face médio-ventrale du vestibule qu'il entoure complètement à son extrémité caudale. Le cavum est d'assez grandes dimensions. La conque, volumineuse, commence en arrière du niveau de l'organe de Jacobson par une saillie dorsale, puis celle-ci se pédiculise, l'attache étroite devenant ventro-latérale, tandis que le corps renflé de l'organe occupe toute la partie centrale du cavum. Les choanes s'ouvrent sous le tiers postérieur du cavum, à un niveau où la conque est déjà pédiculisée, et elles se poursuivent en arrière par un double sillon naso-pharyngé qui s'efface rapidement. Le sillon choanal semble exclusivement constitué par une très profonde gouttière prolongeant le canal lacrymal qui s'ouvre sur la face latérale de la partie moyenne de la fente choanale et s'étend jusqu'au débouché de l'organe de

Source : MNHN, Paris

Jacobson. Ce dernier est de structure normale et de grande taille. Les glandes nasales externes, assez volumineuses, commencent au niveau de l'organe de Jacobson, sur la face dorso-latérale de la partie rostrale du cavum, et sont en majeure partie intra-conchale.

L'épithélium épidermoïde du vestibule, haut de 20 μ en moyenne, est caractérisé par la présence d'une couche superficielle souvent continue de petites cellules alvéolaires, surmontant directement le stratum spinosum ; le stratum corneum est rare ou absent (Pl. I, H). L'épithélium olfactif, très développé, occupe la moitié dorso-médiale et rostrale du cavum, ainsi que les parties correspondantes de la conque (Pl. IIf, D). Les glandes de Bowman sont nombreuses et de grande taille. Bien que surtout étendu dans les zones ventrale, latérale et caudale du cavum, l'épithélium respiratoire atteint cependant l'angle ventro-latéral du vestibule. Mucocytes et cellules érythrophiles s'y trouvent régulièrement réparties, en nombre à peu près égal, les cellules ciliées représentant comme d'habitude environ la moitié du total des cellules épithéliales. Les cellules érythrophiles, dont le produit de sécrétion contient une faible quantité d'une mucine acide, deviennent cependant moins nombreuses dans la gouttière lachrymale. Les lèvres des choanes et de la gouttière lachrymale sont revêtues de l'épithélium pavimenteux stratifié du plafond buccal. Dans l'organe de Jacobson, les cellules muco-séreuses sont localisées aux angles, surtout dans la partie rostro-latérale.

Les tubes de la glande nasale externe sont tapissés, dans leur partie profonde à lumière étroite, par un épithélium haut de 10 à 15 μ, constitué par deux catégories cellulaires. La première est représentée par des éléments prismatiques assez larges, à noyaux basaux souvent sphériques et dont la région supra-nucléaire est occupée par un petit nombre de grosses granulations bien individualisées, APS-négatives, dépourvues de mucines acides mais donnant très fortement les réactions des protides et surtout des protides sulfydrilés. Les cellules constituant la deuxième catégorie sont, au contraire, extrêmement étroites, littéralement écrasées entre les précédentes, avec des noyaux basaux souvent coniques, mais nullement condensés. Les grains de sécrétion, de taille moyenne et bien individualisés, sont le plus souvent localisés à la moitié apicale des corps cellulaires ; ils sont fortement APS-positifs, riche en mucines acides et contiennent une moindre quantité de protides, surtout de protides sulfhydrilés, que les précédents. Le reste des tubes, l'arbre collecteur et le conduit excréteur sont revêtus de cellules striées classiques, dont la hauteur varie de 15 μ dans la partie moyenne des tubes à près de 30 μ dans le conduit excréteur, mais dont l'aspect est très uniforme. Dans l'ensemble, le volume des segments striés et analogue à celui des segments non striés.

Acanthodactylus erythrurus (Schinz).

Les fosses nasales de *Acanthodactylus erythrurus* sont très semblables à celles de *Lacerta muralis*. Tout au plus peut-on signaler une étendue un peu plus grande du vestibule, qui débouche dans le cavum au niveau de la partie moyenne de l'organe de Jacobson et un volume légèrement supérieure des segments striés dans la glande nasale externe, ainsi que quelques différences dans l'acidité de certaines mucines.

Cordylidae.

Cordylus cordylus (L.) et *Cordylus vittifer* (Reichenonv).

Le vestibule est très court, mais large et entouré d'un anneau épais de tissu érectile. Il débouche dans le cavum un peu en avant de la partie rostrale de l'organe de Jacobson. La conque, épaisse comme celle de *Lacerta muralis*, ne se marque guère qu'au tiers rostral du cavum, par une large saillie dorso-latérale, puis elle se pédiculise, son attache devenant ventro-latérale et enfin franchement ventrale. Les choanes s'ouvrent sous la moitié caudale du cavum et se continuent en arrière par un sillon naso-pharyngé assez accentué. Le repli choanal latéral est assez bien marqué, dès le niveau de l'attache ventrale de la conque ; c'est à cet endroit qu'y débouche le canal lacrymal. Les deux formations, confondues, se poursuivent en avant de la marge rostrale des choanes en un profond sillon qui atteint le conduit de l'organe de Jacobson. Ce dernier, nettement aplati dorso-ventralement, est d'assez petite

Source : MNHN, Paris

taille. Le canal excréteur de la glande nasale externe débouche sur la face dorso-latérale du vestibule, très en avant du corps de la glande. Celle-ci, volumineuse, se développe sur la face dorso-latérale du cavum et est en bonne partie intra-conchale.

L'épithélium épidermoïde du vestibule est particulièrement baut (40 à 50 μ) mais du même type que celui des Iguanidae et des Agamidae, c'est-à-dire avec un stratum corneum mince et desquammant rapidement. La partie rostrale allongée du cavum, qui fait suite au vestibule, est presqu'entièrement tapissée par un épithélium respiratoire très haut et festonné, ou pourvu de cryptes profondes parfois ramifiées. L'épithélium olfactif, trés étroit à l'extrémité rostrale du cavum, s'étend progressivement sur la face dorsale de la cavité et finit par occuper la totalité des parois dorsale, latérale et médiane. Les glandes de Bowman sont assez grandes et profondes (Pl. II, D). L'épithélium respiratoire, moins étendu que l'épithélium olfactif, est constitué par les trois types cellulaires habituels. Les cellules érythrophiles, peu nombreuses et de petite taille, contiennent une faible quantité d'une mucine acide. Au contraire, les mucocytes sont grands et nombreux. L'abondance relative des trois types cellulaires ne diffère guère dans le sillon choanal et la fente choanale. Dans les cellules ciliées de l'épithélium ventral de l'organe de Jacobson, le produit de sécrétion n'apparaît en quantité notable qu'à proximité de l'épithélium dorsal (Pl. V, H).

La grande nasale externe, dépourvue de cellules striées, est occupée par deux catégories cellulaires mélangées. La première, qui tend à être plus abondante au fond des tubes, correspond à des éléments séro-muqueux plus ou moins cubiques, à noyaux basaux sphériques, contenant dans toute la région supra-nucléaire une petite quantité de gros grains de sécrétion bien individualisés, érythrophiles, faiblement APS-positifs, modérément riches en protides et dépourvus de mucine acide. Le deuxième type, plus abondant dans l'arbre collecteur et le conduit excréteur, correspond à des cellules muco-séreuses prismatiques, plus étroites que les précédentes, dont les grains de sécrétion, plus nombreux et moins gros, sont cyanophiles, fortement APS-positifs, riches en protides et contiennent une importante quantité d'une mucine acide.

Gerrhosaurus flavigularis Wiegmann.

Tant d'un point de vue anatomique qu'histologique, les fosses nasales sensu stricto de *Gerrhosaurus flavigularis* ressemblent beaucoup à celles de *Cordylus*, à ceci près que les cellules érythrophiles de l'épithélium respiratoire sont plus grandes et plus nombreuses.

Il n'en est pas de même pour la glande nasale externe, composée par un tiers environ par des segments striés modérément développés mais caractéristiques (Pl. VIII, G). Comme chez les Lacertidae, la partie profonde des tubes est occupée par deux catégories cellulaires alternées. Les plus gros éléments, prismatiques ou cubiques, à noyaux sphériques basaux, sont entièrement remplis de gros grains de sécrétion bien individualisés, fortement érythrophiles, faiblement APS-positifs, colorés par les laques d'hématoxyline, très riches en protides et dépourvus de mucine acide. Il existe souvent une nette vacuole dans la partie apicale des corps cellulaires. La deuxième catégorie est représentée par des cellules étroites, écrasées entre les précédentes, pourvues de granulations également assez grosses et bien individualisées, mais cyanophiles, fortement APS-positives, beaucoup moins riches en protides et contenant une petite quantité d'une mucine peu acide. Les cellules striées tapissent l'arbre collecteur et la majeure partie du conduit excréteur qui ne devient épidermoïde que dans sa région extra-glandulaire.

Teiidae.

Cnemidophorus tigris Baird et Girard.

Le vestibule, assez large et entouré d'un anneau modérément développé de tissu érectile, est peu allongé et débouche dans le cavum au niveau du tiers caudal de l'organe de Jacobson. La conque, volumineuse et saillante, est tout d'abord attachées sur la face dorso-latérale du cavum, puis à son angle ventro-latéral ; en outre, sur ses deux tiers postérieurs, une languette de tissu relie l'angle ventro-

Source : MNHN, Paris

médial de la conque à l'extrémité libre de la marge dorso-médiale des choanes, délimitant ainsi au-dessus de ces dernières une sorte de conduit respiratoire allongé ne communiquant avec le reste du cavum que par son extrémité antérieure. Les choanes, étroites et relativement proches l'une de l'autre (Pl. IV, H), s'ouvrent sous les trois quarts postérieurs du cavum et se poursuivent en arrière par une double gouttière naso-pharyngée, d'abord assez profonde mais qui s'efface rapidement. Le canal lacrymal s'ouvre sur la marge latérale des choanes, au niveau de la conque, puis se referme un peu en avant du niveau de la marge antérieure des choanes et, nettement séparé du plafond buccal, va déboucher à l'orifice du conduit de l'organe de Jacobson. Le sillon choanal, lui, est à peine marqué. L'organe de Jacobson est d'assez grande taille et de structure classique. Le conduit excréteur de la grande nasale externe débouche comme d'habitude à l'extrémité caudale du vestibule, nettement en avant de la glande elle-même qui, bien qu'assez développée, est en totalité intra-conchale.

L'épithélium épidermoïde de vestibule, haut de 18 μ en moyenne, est de structure classique. L'extrémité toute rostrale du cavum est tapissée d'épithélium respiratoire, sauf à l'angle dorso-médial, mais l'épithélium olfactif se développe rapidement, d'abord sur la face médio-dorsale, puis sur les deux tiers supérieurs du cavum (Pl. III, E). L'épithélium respiratoire, nettement moins étendu que le précédent, est caractérisé par la rareté des cellules érythrophiles et l'abondance des cellules ciliées. Les cellules de soutien de l'organe de Jacobson sont dépourvues de produit de sécrétion figuré ; les cellules muco-séreuses sont rares et localisées à la jonction de l'épithélium sensoriel dorsal et de l'épithélium cilié ventral.

La glande nasale externe est composée pour un tiers à peu près de segments striés dont l'épithélium ne dépasse pas 15 à 20 μ de haut selon l'emplacement (Pl. IX, A). Le reste des tubes est revêtu de cellules muco-séreuses prismatiques ou cubiques, hautes de 10 à 15 μ, aux noyaux sphériques basaux, contenant en quantité très variable de gros grains de sécrétion bien individualisés, érythrophiles, retenant fortement les laques d'hématoxyline, légèrement APS-positifs, très riches en protides et dépourvus de mucines acides. Le conduit excréteur, tapissé de cellules striées jusqu'à proximité immédiate de son débouché dans le vestibule, forme dans sa partie moyenne une dilatation ampullaire dont le diamètre atteint 400 μ, soit près de la moitié du diamètre de la glande.

Ameiva ameiva (L.).

Les fosses nasales d'*Ameiva ameiva* sont tout à fait semblables à celles de *Cnemidophorus tigris*. Toutefois, l'organe de Jacobson semble proportionnellement moins volumineux. Dans la glande nasale externe, la dilatation ampullaire du conduit excréteur occupe plus de la moitié du volume de l'organe, si bien que la partie à proprement parler glandulaire est assez réduite. Les canaux striés sont modérément développés et les cellules séro-muqueuses du fond des tubes sont pourvues d'un produit de sécrétion également riche en protides, mais plus fortement APS-positif que chez *Cnemidophorus tigris* et n'ayant pas d'affinité pour les laques d'hématoxyline.

Scincidae.

Leiolopisma zelandica (Gray), *L. rhomboidalis* (Peters), *L. fuscum* Duméril et Bibron et *Ablepharus boutonii* (Desjardin).

Le vestibule, extrêmement court, est pratiquement réduit à l'orifice des narines externes puisque, sur une coupe transversale faite à ce niveau, l'épithélium olfactif apparaît déjà sur la face médiale du conduit. Il n'y a pratiquement pas de tissu érectile. La partie antérieure du cavum, allongée, s'avance donc nettement en avant de l'organe de Jacobson. La conque, volumineuse et saillante, est tout d'abord attachée à la face dorso-latérale du cavum, puis sur sa face ventro-latérale. Les fosses nasales se continuent postérieurement par un conduit naso-pharyngé unique qui ne communique avec le palais que par une étroite fente médiane. Les choanes, étroites et assez rapprochées l'une de l'autre, s'ouvrent au niveau du quart antérieur du cavum, puis convergent progressivement et finissent en une fente

Source MNHN, Paris

médiane unique qui se prolonge sous le conduit naso-pharyngé. Le canal lacrymal débouche sur la face latérale de la fente choanale, près de son extrémité rostrale et se poursuit ensuite, sous la forme d'une très profonde gouttière remplaçant le sillon choanal, jusqu'à l'orifice de l'organe de Jacobson. Ce dernier, modérément développé, est légèrement aplati dorso-ventralement. La glande nasale externe, dont le conduit excréteur s'ouvre à proximité des narines, est volumineuse et en grande partie intra-conchale.

En raison de son peu d'étendue, le vestibule est en majeure partie recouvert par un épithélium presqu'épidermique et fortement kératinisé ; toutefois, au voisinage du cavum, le stratum corneum s'amincit comme chez les autres Lézards. L'épithélium olfactif tapisse les deux tiers dorso-médiaux de la partie rostrale du cavum puis, dans la zone où la conque est individualisée, tout l'étage supérieur. Au total, son étendue représente environ les deux tiers de la surface du cavum nasi proprium. L'épithélium respiratoire est constitué par les trois catégories cellulaires habituelles. Les cellules érythrophiles, très nombreuses à proximité de l'épithélium olfactif et notamment sur le plancher surmontant la fente choanale, sont rares ailleurs. Les mucocytes dominent dans les zones ventro-latérales du cavum et dans le conduit naso-pharyngé. Dans la fente choanale, les cellules ciliées forment la majeure partie du revêtement épithélial ; les mucocytes qui leur sont associés élaborent une mucine plus acide que dans le reste des fosses nasales. D'un point de vue histologique, l'organe de Jacobson est du même type que celui des Lacertoidea. Il n'y a pas de produit de sécrétion figuré dans les cellules de soutien de l'épithélium dorsal, peu dans les cellules ciliées de l'épithélium ventral. Les cellules muco-séreuses sont localisées aux angles, surtout dans la moitié rostro-latérale et ne s'étendent guère dans le canal. Il y a peu de capillaires dans l'épithélium sensoriel.

Les segments striés, dont le diamètre atteint 50 à 55 μ, représentent entre la moitié et le tiers du volume de la glande nasale externe, selon les espèces. Le pourcentage des cellules « claires » et des cellules « sombres » y est assez variable, parfois d'un individu à l'autre. Dans leur partie profonde les tubes, d'un diamètre de 30 μ en moyenne, sont tapissés par deux catégories cellulaires régulièrement alternées : d'une part de grandes cellules séro-muqueuses cubiques ou ovoïdes, à noyaux basaux sphériques ou plus ou moins aplatis et assez riches en chromatine, à cytoplasme réticulé et clair, presque toujours entièrement dépourvues de tout produit de sécrétion figuré. Dans certaines cellules on trouve cependant quelques grains de sécrétion assez fins, APS-positifs, apparemment dépourvus de mucines acides et modérément riches en protides. D'autre part, de petites cellules muco-séreuses coniques, écrasées entre les précédentes au point que les noyaux, coniques et très chromophiles, sont repoussés au pôle apical ; lorsqu'il existe, le produit de sécrétion, peu abondant, se présente sous la forme de granulations assez bien individualisées, fortement APS-positives, riches en protides et contenant une quantité notable d'une mucine acide. Dans une zone de transition parfois assez étendue, des cellules séro-muqueuses dépourvues de produit de sécrétion et des cellules striées sont plus ou moins mélangées. L'extrémité orale du conduit excréteur est tapissée d'un épithélium épidermoïde.

Lygosoma taeniolata Shaw.

Les fosses nasales sont identiques à celles des espèces précédentes, à ceci près que la conque est plus volumineuse encore et que les segments striés de la glande nasale externe sont nettement moins développés.

Egernia sp.

Anatomiquement, les fosses nasales de *Egernia* ne diffèrent pas de celles de *Leiolopisma*. Toutefois, l'épithélium olfactif est un peu plus étendu encore, notamment dans la partie rostrale du cavum qu'il tapisse entièrement. Dans l'organe de Jacobson, les cellules de soutien contiennent une quantité notable de grains de sécrétion assez fins, mais nettement individualisés, APS-positifs, riches en protides et dépourvus de mucine acide. Ces granulations sont assez curieusement localisées dans la moitié basale de la zone supra-nucléaire des cellules. La glande nasale externe est dépourvue de segment strié. Toutefois, en raison de la présence de parasites dans le conduit excréteur dilaté, cette absence demanderait à être confirmée chez des sujets intacts.

Source : MNHN, Paris

Chalcides mionecton (Boettger).

Le vestibule est nettement plus long que celui des espèces précédentes et entouré d'un anneau de tissu érectile bien développé ; il débouche dans le cavum au niveau de l'organe de Jacobson. Le cavum est tout à fait comparable à celui de *Leiolopisma*, mais les choanes ne s'ouvrent que sous son quart postérieur ; à ce niveau, l'extension de leurs marges latérales est telle que les deux fentes choanales ne communiquent avec la cavité buccale que par une étroite fente impaire et médiane, comme chez *Xantusia*. Il n'y a pas de sillon choanal et le canal lacrymal, qui ne communique pas avec le cavum, débouche directement à proximité de l'orifice de l'organe de Jacobson. Ce dernier est bien développé, tout comme la glande nasale externe dont le conduit excréteur s'ouvre sur la face latérale du vestibule, à proximité immédiate de sa jonction avec le cavum.

Haut de 15 à 25 μ, l'épithélium épidermoïde du vestibule est pourvu d'un certain nombre de cellules alvéolaires dont la présence n'exclut pas une kératinisation superficielle ; toutefois, le stratum corneum reste excessivement mince et desquamme en couches successives. Comme chez *Egernia*, les cellules de soutien de l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson contiennent une quantité notable de produit de sécrétion figuré. Les segments striés sont particulièrement développés et occupent plus des deux tiers du volume de la glande nasale externe (Pl. VIIf, H). Dans le fond des tubes, on rencontre les deux catégories cellulaires habituelles ; au voisinage des segments striés les cellules séro-muqueuses, habituellement dépourvues de tout produit de sécrétion, contiennent parfois une quantité notable de grains de sécrétion bien individualisés, APS-positifs, dépourvus de mucine acide et donnant fortement les réactions des protides.

Feylinidae.

Feylinia currori Gray.

Le vestibule et la partie antérieure du cavum sont très semblables à ce qui a été décrit chez *Leiolopisma*, mais la conque, aplatie dorso-ventralement, rappelle celle des Gekkota. Les choanes, assez écartées l'une de l'autre, s'ouvrent seulement au niveau du tiers postérieur du cavum ; en outre, si elles convergent ensuite progressivement, elles ne s'unissent qu'au delà du niveau des globes oculaires et les deux conduits naso-pharyngés restent individualisés. Il n'y a pratiquement pas de sillon choanal et le canal lacrymal débouche à la base du conduit de l'organe de Jacobson. Ce dernier est normalement développé.

Sauf au pourtour des narines, l'épithélium du bref vestibule est principalement constitué par des cellules alvéolaires qui forment parfois jusqu'à trois couches superposées au-dessus du stratum basal. L'épithélium olfactif tapisse la majeure partie du cavum, l'épithélium respiratoire ne recouvrant que l'angle ventro-latéral de cette cavité, ainsi bien entendu que les lèvres des choanes et le conduit naso-pharyngé. L'épithélium olfactif ne dépasse pas 60 μ de haut en moyenne, mais le pourcentage des cellules sensorielles y est du même ordre de grandeur que chez les Scincidae. Les glandes de Bowman sont rares et de petite taille. Les trois catégories cellulaires habituelles se retrouvent dans l'épithélium respiratoire, les cellules érythrophiles dominant au voisinage de l'épithélium olfactif, les cellules ciliées dans la fente choanale, les mucocytes ailleurs. L'organe de Jacobson ne présente pas de particularité histologique notable, sinon l'absence de tout produit de sécrétion dans les cellules ciliées de l'épithélium ventral. La glande nasale externe est en majeure partie occupée par les deux catégories cellulaires décrites dans le fond des tubes des Scincidae. Les cellules muco-séreuses sont toutefois d'assez grande taille, prismatiques et à noyaux basaux. Le conduit excréteur, assez large, est tapissé par un mélange de cellules muco-séreuses et de cellules aussi hautes, mais plus étroites, à noyau central et cytoplasme relativement dense mais dépourvu de tout produit de sécrétion ; Le caractère strié de ces éléments demanderait à être confirmé en microscopie électronique.

Source : MNHN, Paris

Anguidae.

Anguis fragilis L.

Le vestibule est aussi court que celui des Scincidae et débouche à la partie toute rostrale du cavum, en avant du niveau de l'organe de Jacobson ; il présente toutefois un net diverticule rostral, à lumière virtuelle (Pl. I, G). Il n'y a pratiquement pas de tissu érectile. Le cavum, dont l'extrémité antérieure est conique et allongée, commence un peu en avant de l'organe de Jacobson ; cependant il n'est pas particulièrement grand, sa partie caudale étant peu développée. La conque, bien différenciée et saillante, se marque tout d'abord comme une large saillie dorso-latérale, puis elle se pédiculise, son attache très mince devenant franchement latérale et enfin presque ventro-latérale. A ce niveau la conque affecte, sur coupe transversale, la forme d'une virgule à concavité ventrale ; son corps est occupé, non par la glande nasale externe, mais par une lame cartilagineuse épaisse, pourvue de crêtes ventrales longitudinales. Les choanes, assez écartées l'une de l'autre, s'ouvrent au niveau du tiers postérieur du cavum, ce qui ne situe cependant pas leur marge antérieure à une distance particulièrement grande de l'organe de Jacobson. Chaque choane se continue en arrière par un sillon naso-pharyngé d'abord bien marqué, puis qui s'efface progressivement. Le sillon inter-orbitaire est très peu profond. Le canal lacrymal s'ouvre dans le repli choanal latéral, près de l'extrémité rostrale des choanes, reste confondu avec le sillon choanal sur un court espace, puis se referme et va déboucher au voisinage de l'orifice de l'organe de Jacobson, à l'extrémité rostrale presqu'effacée du sillon choanal. L'organe de Jacobson est bien développé et d'orientation normale. La glande nasale externe est réduite à une petite masse située à la base du renflement rostral de la conque ; son long conduit excréteur débouche sur la face ventro-latérale des fosses nasales, dans une languette de tissu épidermoïde qui prolonge en arrière le vestibule et s'insère en coin dans le cavum.

Sauf au pourtour des narines, l'épithélium vestibulaire est principalement constitué par des cellules alvéolaires de grande taille (Pl. I, G). Toutefois, après un stade de stéatose, la kératinisation s'effectue dans la couche superficielle, sans atteindre cependant le stade correspondant à la formation d'un véritable stratum corneum. L'épithélium olfactif tapisse près des deux tiers de la surface du cavum, son étendue relative étant plus grande dans la partie rostrale que dans la partie caudale. Le produit de sécrétion des cellules de soutien est plus abondant dans les zones éloignées de l'épithélium respiratoire qu'à proximité de celui-ci, contrairement à une règle assez générale. L'épithélium respiratoire, lui, est caractérisé par l'absence totale de cellules érythrophiles et la rareté des mucocytes, les cellules ciliées représentant plus de 90 % du total des éléments superficiels. Les glandes de Bowman sont de petite taille et assez rares, sauf sur la face dorsale de la conque où elles forment une assise presque continue, mêlée à des faisceaux de fibres nerveuses et à des mélanocytes ; dans l'ensemble, le produit de sécrétion y est rare. Les cellules de soutien de l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson contiennent, à leur extrémité apicale, une petite quantité de grains ou de mottes d'un produit de sécrétion cyanophile, assez riche en protides et fortement APS-positif, mais ne contenant pas de mucine acide (Pl. VfI, A). A l'apex des cellules sensorielles, les micro-villosités sont particulièrement nettes. L'épithélium ventral, de structure classique, est pratiquement dépourvu de produit de sécrétion. La répartition des cellules muco-séreuses est analogue à celle des Scincomorpha. Dans le chorion, les faisceaux de fibres nerveuses sont enveloppés de nombreux mélanocytes.

La glande nasale externe, constituée par un conduit excréteur où aboutissent de courts tubules, est dépourvue de segment strié et ne comporte qu'une catégorie de cellules glandulaires (Pl. X, C). Il s'agit d'éléments prismatiques ou tronconiques, hauts de 10 à 12 μ, dont la moitié basale est occupée par un gros noyau sphérique et clair de 5 μ de diamètre et la partie apicale par une quantité importante de gros grains de sécrétion bien individualisés, APS-positifs, riches en une mucine acide et en protides, notamment en protides sulfhydrilés. Les cellules basales sont peu nombreuses.

Ophisaurus koellikeri Guenther.

Anatomiquement, les fosses nasales de cette espèce sont presqu'identiques à celles de *Anguis fragilis*. Toutefois, la glande nasale externe paraît encore plus réduite.

Source : MNHN, Paris

D'un point de vue histologique, les cellules alvéolaires sont moins abondantes dans le vestibule et l'épithélium respiratoire paraît un peu plus étendu, puisqu'il recouvre presque toute la face ventrale de la conque. L'épithélium olfactif est de structure tout à fait classique ; le produit de sécrétion des cellules de soutien est plus abondant à proximité de l'épithélium respiratoire, les glandes de Bowman sont grandes, abondantes et riches en produit de sécrétion. L'épithélium respiratoire est dépourvu de cellules érythrophiles, comme chez *Anguis*, mais les mucocytes sont très abondants, sauf sur le plancher du cavum et la fente choanale où les cellules ciliées dominent largement. L'organe de Jacobson est tout à fait semblable à celui de l'Orvet et les cellules de soutien de l'épithélium dorsal contiennent également une quantité notable de produit de sécrétion.

Gerrhonotus multicarinatus Blainville.

Par rapport aux deux autres Anguidae étudiés ici, *Gerrhonotus multicarinatus* ne présente qu'une différence anatomique notable : la glande nasale externe, beaucoup plus développée, occupe le corps de la conque et est enveloppée, sauf sur sa face ventro-latérale, par une mince lame cartilagineuse.

Histologiquement, le vestibule et le cavum de *Gerrhonotus* se rapprochent beaucoup plus de ceux de *Ophisaurus* que de ceux de *Anguis*. Les cellules muqueuses de l'épithélium respiratoire sont encore plus abondantes, y compris sur le plancher du cavum et dans la fente choanale. Les cellules muco-séreuses tapissant les tubes de la glande nasale externe présentent les mêmes caractères que chez les deux espèces précédentes.

Anniellidae.

Anniella pulchra Gray.

Le vestibule, plus long que celui des Anguidae et dépourvu de diverticule rostral, débouche dans le cavum au niveau du tiers caudal de l'organe de Jacobson. Dans le chorion, quelques capillaires dilatés représentent une ébauche de tissu érectile. Contrairement à ce qui se passe habituellement, le conduit excréteur de la glande nasale externe ne débouche pas à l'extrémité caudale du vestibule, mais à sa partie moyenne, sur la face ventro-latérale au niveau du tiers rostral de l'organe de Jacobson. Le cavum est de structure assez simple, puisque la conque y forme seulement une volumineuse saillie dorso-latérale, puis s'efface au lieu de se pédiculiser. Les choanes s'ouvrent à la partie toute postérieure du cavum et se poursuivent en une double gouttière naso-pharyngée. Le canal lacrymal s'ouvre brièvement dans le repli choanal latéral, puis se referme et débouche enfin au voisinage immédiat de l'orifice de l'organe de Jacobson, à l'extrémité antérieure d'un sillon choanal peu profond. L'organe de Jacobson est de structure classique et normalement développé, le corps fungiforme étant toutefois assez peu renflé. La glande nasale externe, volumineuse, s'épanouit largement sur la face dorso-latérale du cavum, pour une bonne part dans la saillie formée par l'amorce de conque qu'elle dépasse cependant en avant et en arrière.

Comme chez *Anguis*, l'épithélium épidermoïde du vestibule est principalement constitué de cellules alvéolaires. L'épithélium olfactif recouvre environ les trois quarts de la surface du cavum ; absent à l'extrémité rostrale, l'épithélium respiratoire apparaît d'abord à l'angle ventro-latéral du cavum, s'étend peu à peu en direction caudale et tapisse la totalité des gouttières naso-pharyngées. Toutes les cellules de soutien de l'épithélium olfactif sont riches en un produit de sécrétion où les protides sont mal représentés. Les glandes de Bowman sont d'assez grande taille et plutôt nombreuses, surtout sur la face rostro-ventrale de la saillie conchale. Il n'y a pas de cellules érythrophiles dans l'épithélium respiratoire, mais les mucocytes sont beaucoup plus nombreux que chez *Anguis*, notamment sur la face dorso-latérale du cavum et dans le conduit naso-pharyngé, alors que les cellules ciliées dominent largement dans la fente choanale. Les cellules de soutien de l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson contiennent, comme chez les Anguidae, une petite quantité d'un produit de sécrétion de type séro-muqueux. Le produit de sécrétion des cellules ciliées de l'épithélium ventral est peu abondant. Une bande étroite de cellules muco-séreuses s'intercale entre les deux autres types d'épithélium.

Source : MNHN, Paris

Malgré son beaucoup plus grand développement, la glande nasale externe de *Anniella pulchra* se rapproche beaucoup, d'un point de vue histologique, de celle des Anguidae. Les tubes glandulaires et le conduit excréteur sont tapissés d'une seule catégorie cellulaire, muco-séreuse. Toutefois, les noyaux de ces cellules sont plus riches en chromatine, moins gros et moins régulièrement sphériques que chez les Anguidae.

Helodermatidae.

Heloderma horridum (Wiegmann).

Pour des raisons techniques évidentes, il ne nous a pas été possible de faire des coupes sériées des fosses nasales du spécimen adulte que nous avons autopsié. La brève description anatomique demanderait donc à être contrôlée et, en outre, l'organe de Jacobson manque malheureusement. Le cavum rappelle celui de *Varanus salvator* mais la conque, de structure apparemment complexe, est moins massive. Elle délimite une chambre médiale, assez étroite et une chambre latérale, plus large. Il existe un double canal lacrymal et une glande nasale bien développée, en grande partie intra-conchale.

L'épithélium olfactif, haut de 135 μ en moyenne et de structure classique (Pl. III, B), tapisse entièrement la chambre médiale et s'étend largement dans l'espace extra-conchal ; nous ignorons sa répartition dans la partie antérieure du cavum. L'épithélium respiratoire est constitué par une majorité de cellules ciliées et de grands mucocytes ovoïdes ou prismatiques, à noyaux basaux aplatis en galette, élaborant une mucine peu acide. Les cellules érythrophiles, abondantes au voisinage de l'épithélium olfactif, assez rares ailleurs, contiennent outre des protides une quantité inusitée d'une mucine très acide et, de ce fait, elles réagissent beaucoup plus fortement à l'APS que chez les autres Lacertiliens. En outre, leurs noyaux sont basaux et aplatis en galette, comme ceux des mucocytes.

La glande nasale externe, tubuleuse ramifiée, est dépourvue de segment strié. Les tubes glandulaires, à lumière étroite, sont tapissés par des cellules muco-séreuses prismatiques, hautes de 15 à 20 μ, pourvues de noyaux basaux sphériques et clairs de 5 à 5,5 μ de diamètre. Le produit de sécrétion, souvent peu abondant, se présente sous la forme de fines granulations qui ne réagissent que peu à l'APS, se colorent en vert par la méthode de Ravetto et contiennent une quantité notable de protides. Les mêmes cellules recouvrent les canaux collecteurs et le large conduit excréteur.

Varanidae.

Varanus salvator (Gray).

Les narines sont situées en position rostro-latérale chez cette espèce, ce qui n'est pas le cas pour tous les Varans. Le vestibule, long et rectiligne sur la majeure partie de son trajet, légèrement aplati dorso-ventralement, est entouré d'un anneau modérément épais de tissu érectile dans sa moitié postérieure seulement. Il débouche, bien en arrière de l'organe de Jacobson, à l'extrémité rostro-dorsale du cavum. Celui-ci, de taille modeste, relativement haut mais court, est en bonne partie occupé par une conque massive, presque triangulaire sur coupe transversale, attachée dorsalement, qui le divise incomplètement en une chambre médiale et une chambre latérale. Postérieurement à la conque, le cavum se termine en un cul de sac caudal assez large. Les choanes sont situées sous les deux tiers rostraux du cavum et s'ouvrent sous la chambre latérale ; elles se poursuivent en avant par un profond sillon choanal, alors qu'aucune dépression ne les prolonge postérieurement. Le conduit lacrymal dorsal débouche à l'angle dorso-latéral du cavum, au niveau de la partie antérieure de la conque. Le canal lacrymal ventral, très proche du précédent, communique avec lui à proximité de son débouché par un orifice étroit, puis se poursuit jusqu'au conduit de l'organe de Jacobson. Ce dernier est de grande taille et de structure classique. La glande nasale externe, assez bien développée, est en majeure partie intra-conchale. Son conduit excréteur débouche sur la face latérale du vestibule, au niveau du rétrécissement qui marque le passage au cavum.

Source : MNHN, Paris

Jusqu'au niveau de l'organe de Jacobson le vestibule est tapissé par un épithélium presqu'épidermique, haut de 35 à 45 μ et pourvu d'un stratum corneum mince mais en place (Pl. I, D). Au-delà, cet épithélium de type classique est progressivement remplacé par une muqueuse malpighienne, haute globalement de 75 à 110 μ, mais plus ou moins festonnée et parsemée de petites cryptes muqueuses plus développées dans les angles (Pl. I, E et IV, D). Comme cet épithélium muqueux stratifié correspond également à l'épithélium respiratoire, la limite entre les deux dépend exclusivement de critères anatomiques. Dans les deux cas, il n'y a pas de cellules ciliées et les cellules superficielles sont petites et ne contiennent généralement qu'une quantité limitée d'une mucine acide. Vers les choanes, l'épithélium respiratoire passe progressivement à l'épithélium pavimenteux stratifié du plafond buccal, où la présence d'une petite quantité de mucines dans les cellules superficielles n'exclut pas une kératinisation notable. L'épithélium olfactif commence à l'angle dorso-médial du tiers antérieur du cavum, puis s'étend progressivement à toute la chambre médiale à l'exclusion de son plancher. En arrière, il se poursuit sur les faces dorso-médiales et médiales de l'espace ante-orbitaire. Contrairement à ce que l'on constate chez la plupart des Lépidosauriens, l'épithélium olfactif de *Varanus salvator* est régulièrement festonné et d'épaisseur variable (Pl. III, C). La membrane basale décrit de nombreux plis où s'insinuent des capillaires et même la surface apicale est plus ou moins plissée. Les cellules basales, assez nombreuses, ne présentent pas de particularité notable. Les cellules olfactives, relativement peu nombreuses, sont pourvues de noyaux sphériques, de 4 à 5 μ de diamètre, situés dans la moitié basale de l'épithélium ; les cils sensoriels paraissent très peu nombreux et dans bien des régions, surtout à la périphérie, ils manquent complètement. Les noyaux des cellules de soutien, ovoïdes ou légèrement irréguliers, de 3 à 4 × 7 à 9 μ, se trouvent en majorité vers le tiers apical de l'épithélium, mais un nombre important d'entre eux est situé à des hauteurs variables des corps cellulaires. La région supranucléaire des cellules de soutien est occupée par un produit de sécrétion pourvu des caractères histochimiques habituels. Outre ces trois catégories cellulaires, il existe également dans l'épithélium olfactif des mucocytes, les uns éparpillés, les autres plus ou moins rassemblés dans les plis étroits. Dans le premier cas, la partie renflée et pleine de produit de sécrétion est située à mi-hauteur de l'épithélium, dans le second cas le produit de sécrétion est réparti dans la moitié ou le quart apical des corps cellulaires. Le nerf olfactif a un diamètre inférieur à celui du nerf voméro-nasal, mais les faisceaux de fibres nerveuses sont cependant assez nombreux dans le chorion de l'épithélium olfactif. Les glandes de Bowman sont larges, nombreuses et peu profondes.

L'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson est de structure classique. L'épithélium cilié ventral, haut et dont la pseudo-stratification est très poussée, ne recouvre que le tiers médial de l'éminence fungiforme. Le reste, ainsi que les angles, sont revêtus d'un épithélium muco-séreux également haut et pseudo-stratifié. Dans le conduit, cet épithélium passe progressivement à la muqueuse palatine.

Les tubes de la glande nasale externe sont constitués par des cellules séro-muqueuses cubiques ou prismatiques, à noyaux ovoïdes ou sphériques souvent centraux. Le produit de sécrétion peut être absent, ou bien représenté par une quantité variable de très grosses granulations fortement APS-positives et très riches en protides (Pl. IX, B). Les canaux collecteurs sont tapissés par des cellules muco-séreuses prismatiques, plus hautes et étroites que les précédentes, à noyaux basaux et produit de sécrétion localisé au pôle apical, tandis que le conduit excréteur, d'un diamètre tel qu'il représente entre le tiers et le quart du volume total de la glande, est revêtu d'un épithélium épidermoïde, les couches superficielles kératinisées formant des cercles concentriques dans la lumière.

Amphisbaenidae.

Blanus cinereus (Vandelli).

Le vestibule, assez court, débouche dans le cavum au niveau du tiers rostral de l'organe de Jacobson, le passage étant marqué par un léger rétrécissement dû à la présence d'un anneau étroit de tissu érectile. La conque, volumineuse mais non pédiculisée, fait saillie sur la face dorso-latérale du cavum.

Source : MNHN, Paris

Ce dernier est bien développé ; assez haut au niveau de la conque, il s'aplatit brusquement en arrière de celle-ci, sans que se marque un véritable cul de sac postérieur. Les choanes s'ouvrent juste en avant de ce rétrécissement et se continuent postérieurement sous un double et profond conduit naso-pharyngé qui s'efface progressivement en arrière des globes oculaires. Il n'y a pratiquement pas de sillon choanal et le canal lacrymal s'ouvre dans le conduit de l'organe de Jacobson, sans communication avec le cavum. L'organe de Jacobson est bien développé et de structure classique, en position nettement antérieure comme chez les Lacertiliens. La glande nasale externe, de taille moyenne et assez massive, commence juste en arrière de l'organe de Jacobson et est en grande partie contenue dans le renflement formé par la conque.

Le vestibule est recouvert par un épithélium épidermoïde épais, pourvu de nombreuses cellules alvéolaires et d'une faible kératinisation superficielle. L'épithélium olfactif tapisse environ les trois quart du cavum sensu stricto. Les glandes de Bowman sont plutôt petites et assez peu nombreuses. L'épithélium respiratoire, localisé à l'angle ventro-latéral dans les deux tiers antérieurs du cavum, s'étend progressivement sur la face ventrale au-delà de la conque et recouvre naturellement la fente choanale et le conduit naso-pharyngé. Il est constitué par une majorité de cellules ciliées et par de hauts mucocytes. L'organe de Jacobson ressemble d'assez près à celui de *Lacerta muralis*, avec des cellules de soutien dépourvues de produit de sécrétion, des cellules ciliées n'en contenant que fort peu et des cellules muco-séreuses localisées aux angles et s'étendant peu dans le canal (Pl. V, D et VI, H). Le nerf voméro-nasal est particulièrement développé.

Dépourvue de segments striés, la glande nasale externe est constituée de deux catégorie cellulaires prismatiques, hautes de 17 à 22 μ, à noyaux basaux souvent hémisphériques et assez riches en chromatine. Dans les deux cas, le produit de sécrétion est APS-positif et ne contient qu'une faible quantité de protides, mais dans un des types cellulaires, peu abondant et plus ou moins localisé au fond des tubes, on ne trouve pas de mucine acide, alors que dans l'autre type, beaucoup plus fréquent dans les parties moyennes et orales des tubes et seul représenté dans le conduit excréteur, il existe en grande quantité des mucines d'acidité variable.

Trogonophidae.

Trogonophis wiegmanni Kaup.

Anatomiquement, les fosses nasales de *Trogonophis wiegmanni* ne diffèrent de celles de *Blanus cinereus* que par une moindre longueur du vestibule, celui-ci débouchant dans le cavum en avant de l'organe de Jacobson, par une légère réduction de l'espace ante-orbitaire et par la présence d'un sillon choanal, d'ailleurs peu marqué, à l'extrémité antérieure duquel s'ouvre le canal lacrymal, au contact de l'orifice de l'organe de Jacobson.

L'épithélium vestibulaire, haut de 30 μ, est franchement épidermique sur toute sa longueur et dépourvu de cellules alvéolaires. La structure et les caractères histochimiques de l'épithélium olfactif et de l'épithélium respiratoire ne présentent pas de particularité notable par rapport à l'espèce précédente et, mis à part une abondance un peu plus grande d'un produit de sécrétion APS-positif dans les cellules ciliées de l'épithélium ventral, il en est de même pour l'organe de Jacobson. La glande nasale externe est pourvue de segments striés, peu développés toutefois, qui occupent le conduit excréteur et les courts canaux collecteurs. Ces segments sont recouverts par un mélange de cellules « claires » et de cellules « sombres », les unes et les autres légèrement mais nettement striées dans leur moitié basale. Les tubes glandulaires proprement dits sont tapissés par les deux mêmes catégories cellulaires que chez *Blanus cinereus*, mais elles sont plus régulièrement réparties dans les tubes et alternent le plus souvent. Les cellules muco-séreuses sont légèrement comprimées entre les cellules séro-muqueuses et leur produit de sécrétion contient une mucine franchement acide.

Source : MNHN, Paris

Typhlopidae.

Typhlops braminus Daudin.

Les narines externes sont situées presqu'à l'extrémité du museau proéminent, sur sa face ventro-latérale. Le vestibule, très court, à orientation dorso-médiale et légèrement caudale, débouche directement sur la face ventro-latérale de la partie rostrale du cavum. Celui-ci, de structure très simple et dépourvu de conque, a la forme d'un cylindre légèrement aplati sur sa face latérale par la glande nasale externe et se rétrécissant progressivement dans sa moitié postérieure à partir du niveau de l'organe de Jacobson. En arrière des globes oculaires, le cavum se transforme assez brusquement en un tube aplati, en forme de croissant sur coupe transversale, accolé à son symétrique. Plus loin encore, ces tubes naso-pharyngés s'ouvrent ventralement en une choane impaire et médiane et le sillon à quatre branches ainsi formé ne tarde pas à s'effacer. Les voies respiratoires se trouvent donc isolées de la cavité buccale jusqu'au niveau où s'ouvre la trachée ; anatomiquement, il est évident d'après nos coupes que la fente dorsale de la trachée peut s'ajuster assez étroitement dans la fente choanale. Mais, bien entendu, rien ne prouve que l'animal utilise effectivement cette possibilité. Le canal lacrymal, assez court, n'a aucun contact avec le cavum et s'ouvre directement dans le canal de l'organe de Jacobson, sur sa face médiale et à peu de distance de son débouché dans le palais. L'organe de Jacobson est situé très postérieurement, puisque son extrémité caudale atteint le niveau du tiers rostral des globes oculaires ; il est de grande taille et de structure classique, à ceci près que sa face « dorsale » est orientée dorso-latéralement. La glande nasale externe, ovoïde et modérément développée, commence près de l'extrémité rostrale du cavum, s'étend sur sa face latérale qu'elle déprime légèrement et se termine au niveau de la partie postérieure de l'organe de Jacobson. Son court conduit excréteur débouche sur la face latérale du vestibule, à proximité immédiate de sa jonction avec le cavum.

Le bref vestibule est revêtu d'un épithélium très semblable à celui de l'épiderme proprement dit, c'est-à-dire dépourvu de cellules alvéolaires et surmonté d'un stratum corneum épais. L'épithélium olfactif, bien développé et même très haut si l'on tient compte de la taille de l'animal, tapisse la majeure partie du cavum. Les glandes de Bowman sont assez nombreuses, de taille moyenne et courtes. Au débouché du vestibule, l'épithélium respiratoire n'est représenté que par une étroite bandelette à l'angle ventral du cavum. Cette bandelette s'élargit progressivement par la suite, revêt, au niveau de la partie caudale de l'organe de Jacobson, le tiers ventro-caudal de la cavité rétrécie et finit par la tapisser entièrement dans une zone dont il est impossible de dire si elle appartient encore au cavum, ou bien déjà au conduit naso-pharyngé. L'épithélium respiratoire est principalement constitué par des cellules ciliées, entre lesquelles on trouve de petits mucocytes, d'autant plus rares que l'on se rapproche de la partie caudale des fosses nasales. Toutefois, dans l'angle ventro-latéral du tiers antérieur du cavum, il existe de nombreuses cryptes muqueuses, plus grandes que les glandes de Bowman. Dans l'organe de Jacobson, les expansions de la membrane basale, caractéristiques des Serpents, ne découpent guère que le tiers basal de l'épithélium sensoriel en « colonnes » régulières. Les cellules de soutien sont dépourvues de produit de sécrétion figuré ; il en est de même pour les cellules ciliées de l'épithélium ventral et pour les petites cellules cubiques qui tapissent le canal. Les angles sont revêtus par des cellules muco-séreuses analogues à celles de *Lacerta muralis*.

Dépourvue de segment strié, comme chez tous les Serpents examinés à ce jour, la glande nasale externe est constituée de deux types cellulaires bien différenciés (Pl. IX, C). L'un, localisé à l'arbre collecteur et au conduit excréteur, est représenté par des mucocytes prismatiques banaux, l'autre, qui occupe la partie profonde des tubes, par de grandes cellules séro-muqueuses ovoïdes ou coniques, généralement dégranulées, parfois pourvue d'une quantité variable de gros grains de sécrétion bien individualisés, fortement APS-positifs. Seule l'extrémité du conduit excréteur est revêtue d'un épithélium épidermoïde.

Typhlops punctatus Leach.

Les narines externes sont situées sous le museau proéminent et le vestibule, après un court

Source : MNHN, Paris

trajet en direction dorso-médiale, débouche sur la face ventrale du cavum. Celui-ci s'étend nettement en avant des narines et est pour une bonne part occupé par une conque volumineuse, non pédiculisée, attachée ventro-latéralement, puis ventralement, déjà individualisée au débouché du vestibule et qui s'efface progressivement au niveau de l'organe de Jacobson. Un peu au-delà, un brusque rétrécissement marque la fin du cavum sensu stricto. Les conduits naso-pharyngés sont tout à fait semblables à ceux de *Typhlops braminus*. Il en est de même en ce qui concerne le canal lacrymal et l'organe de Jacobson, ce dernier étant toutefois situé juste en avant du niveau des globes oculaires. La glande nasale externe, volumineuse, s'étend largement sur toute la face latérale et la plus grande partie de la face ventrale du cavum, depuis son extrémité rostrale jusqu'au niveau de la partie caudale de l'organe de Jacobson. Son conduit excréteur, large et court, quitte la glande à son quart rostral et débouche latéralement dans le vestibule, au niveau de sa jonction avec le cavum.

L'épithélium olfactif tapisse en totalité la partie rostrale du cavum, en avant du niveau des narines. Au-delà, l'épithélium respiratoire apparaît, d'abord localisé à l'angle ventro-médial du cavum, entre la conque et la paroi médiale ; en arrière de l'organe de Jacobson, il envahit progressivement le cavum rétréci et il tapisse comme d'habitude le conduit naso-pharyngé. Pas plus que les glandes de Bowman, assez nombreuses et de taille moyenne, l'épithélium olfactif ne présente de particularité notable. L'épithélium respiratoire, très particulier, est constitué par des cryptes muqueuses profondes, séparées par des bouquets étroits de cellules ciliées. Toutefois, dans la partie postérieure du cavum et plus encore dans le conduit naso-pharyngé, les cryptes muqueuses deviennent de plus en plus rares et petites, le revêtement épithélial étant alors composé en majeure partie par des cellules ciliées. La glande nasale externe est constituée de deux catégories cellulaires, comme chez *T. braminus* : des mucocytes dans l'arbre collecteur et le conduit excréteur et des cellules séro-muqueuses dans la partie profonde des tubes. Les deux catégories sont mélangées dans la partie moyenne des tubes, mais les secondes dominent largement au total.

Les fosses nasales d'un autre *Typhlops* africain, que nous n'avons malheureusement pas pu déterminer, sont tout à fait semblables à celles de *T. braminus*.

Leptotyphlopidae.

Leptotyphlops dulcis Baird et Girard.

Les narines, latérales, sont situées près de l'extrémité du museau et le vestibule, encore plus court que celui des *Typhlops*, débouche directement sur la face latérale du cavum, près de son extrémité rostrale. Une languette de tissu épidermoïde s'avance cependant en direction caudale jusqu'au débouché du conduit excréteur de la glande nasale externe, presqu'au niveau de la partie rostrale de l'organe de Jacobson. Le cavum, dépourvu de conque, consiste en long tube légèrement aplati latéralement dans sa partie antérieure, qui devient cylindrique au niveau de l'organe de Jacobson, puis se rétrécit rapidement et se poursuit sans ligne de démarcation nette par le conduit naso-pharyngé. Ce dernier s'aplatit peu à peu dorso-ventralement puis, en arrière des globes oculaires, s'ouvre par son angle ventro-latéral dans le profond sillon choanal médian, en forme de V, qui part de l'orifice proche de l'organe de Jacobson. Au-delà encore, chaque conduit naso-pharyngé se transforme progressivement en un simple sillon très oblique. L'organe de Jacobson a la même taille relative, la même orientation et la même situation que chez *Typhlops braminus*. Toutefois, son conduit débouche dans le plafond buccal un peu en arrière du corps de l'organe et se prolonge postérieurement par le sillon palatin déjà décrit où s'ouvre le canal lacrymal. La glande nasale externe, bien développée, s'étend sur la face latérale, puis ventro-latérale du cavum, depuis le débouché du vestibule jusqu'au niveau du centre de l'organe de Jacobson.

L'épithélium du vestibule est très semblable à l'épiderme et pourvu d'un stratum corneum bien développé. L'étendue relative et la répartition des épithéliums olfactifs et respiratoires sont également identiques à ce qui a été décrit chez les Typhlopidae. Toutefois, bien que nous n'ayons pu faire de numérations précises, il semble bien que la proportion des cellules olfactives soit nettement plus faible chez *Leptotyphlops*. L'épithélium respiratoire est exclusivement constitué de cellules

Source : MNHN, Paris

ciliées et de mucocytes classiques, ces derniers n'étant jamais très nombreux et se raréfiant de plus en plus vers la partie caudale des fosses nasales. Sur la face ventro-médiale de la partie rostrale du cavum, il existe cependant des cryptes muqueuses très semblables à celles de *Typhlops braminus*. Dans l'organe de Jacobson, la segmentation en « colonnes » atteint le tiers basal de l'épithélium sensoriel dorsal et les cellules de soutien contiennent une petite quantité d'un produit de sécrétion nettement APS-positif.

La majeure partie de la glande nasale externe est constituée par des tubes de diamètre irrégulier, revêtus de cellules muco-séreuses ovoïdes ou cubiques, quelquefois dégranulées, contenant le plus souvent une quantité variable d'un produit de sécrétion cyanophile, APS-positif, assez riche en protides et en mucines acides (Pl. X, D). L'épithélium du conduit excréteur et d'une bonne partie de l'arbre collecteur est épidermoïde, mais pourvu seulement d'un stratum basale et d'une couche de stratum spinosum, sans kératinisation superficielle.

Aniliidae.

Cylindrophis rufus Laurenti.

Le vestibule, extrêmement court, à orientation médio-caudale, s'ouvre directement dans la partie rostrale rétrécie du cavum, mais il comporte un diverticule ventral net au fond duquel débouche le conduit de la glande nasale externe. La conque, volumineuse, se marque tout d'abord par un renflement sur la face latérale du cavum, puis elle se pédiculise rapidement, son attache étroite étant ventro-latérale. Le cavum s'étend en arrière jusqu'au niveau de la partie rostrale des globes oculaires, où un net rétrécissement marque le passage au conduit naso-pharyngé. Celui-ci, cylindrique et encore relativement large, ne s'unit à son symétrique qu'au niveau de l'extrémité postérieure des globes oculaires. C'est à ce niveau également que s'ouvre une choane, impaire et médiane, qui s'élargit rapidement, le conduit naso-pharyngien se transformant ainsi en une simple dépression largement ouverte sur le plafond buccal, au-dessus de l'orifice de la trachée. Le canal lacrymal débouche dans le conduit de l'organe de Jacobson, près de son ouverture. L'organe de Jacobson, de structure et d'orientation classiques, est de grande taille et situé nettement en avant des globes oculaires. La glande nasale externe, volumineuse, est ovoïde, allongée dans le sens antéro-postérieur et en bonne partie intra-conchale ; elle commence un peu en avant de l'organe de Jacobson.

Le vestibule et son court diverticule sont tapissés par un épithélium épidermoïde principalement constitué — sauf au pourtour des narines — par des cellules alvéolaires qui ne se kératinisent guère en surface. L'épithélium olfactif recouvre la quasi-totalité du cavum, seul l'angle ventro-latéral étant revêtu d'épithélium respiratoire ; ce dernier tapisse évidemment le conduit naso-pharyngé. Les glandes de Bowman sont très nombreuses, mais de petite taille et leur produit de sécrétion réagit de façon particulièrement intense à l'APS. Bien que très haut, l'épithélium olfactif ne présente pas de particularité notable. L'épithélium respiratoire est constitué par de grands mucocytes ovoïdes, alternant avec des cellules ciliées et il n'y a pas de cellules érythrophiles. Dans l'organe de Jacobson, d'histologie classique, les colonnes atteignent le milieu de l'épithélium sensoriel dorsal et les cellules de soutien contiennent une petite quantité de produit de sécrétion. Les cellules ciliées de l'épithélium ventral en sont, au contraire, entièrement dépourvues. Les capillaires sanguins sont abondants dans le chorion recouvrant le corps fungiforme.

Les tubes de la glande nasale externe sont revêtus d'un épithélium pseudostratifié, haut de 18 à 20 µ, où l'on reconnaît deux catégories cellulaires plus ou moins mélangées. La première correspond à de grands éléments ovoïdes complètement dégranulés dont les noyaux sphériques et clairs sont situés dans la moitié basale des corps cellulaires. La seconde catégorie est représentée par des cellules muco-séreuses comprimées entre les précédentes et dont les noyaux, coniques et hémisphériques et assez chromophiles, sont généralement repoussés à mi-hauteur de l'épithélium ; la partie apicale de ces cellules contient de nombreuses granulations bien individualisées, cyanophiles, fortement APS-positives, donnant faiblement les réactions des protides et contenant une petite quantité d'une mucine

Source : MNHN, Paris

peu acide. Les cellules muco-séreuses deviennent plus nombreuses dans les canaux collecteurs et recouvrent à elles seules le court conduit excréteur ; elles y sont alors régulièrement prismatiques, avec des noyaux basaux.

Xenopeltidae.

Xenopeltis unicolor Reinwardt.

Le vestibule est réduit à sa plus simple expression, l'épithélium olfactif atteignant presque l'orifice des narines. Le cavum, allongé, est quelque peu aplati par suite apparemment de l'extrême développement de la glande nasale externe. La conque, volumineuse et à base large, a un volume supérieur à celui du cavum et, dans sa partie postérieure, le divise nettement en une chambre dorsale olfactive et une chambre ventrale respiratoire. Celle-ci, au niveau de l'extrémité caudale du cavum, s'ouvre sur une large choane impaire et médiane. Il se forme ainsi un profond sillon naso-pharyngé, en forme de V, qui se prolonge sous les globes oculaires en s'effaçant progressivement. Le canal lacrymal s'ouvre, comme chez *Cylindrophis*, dans le conduit de l'organe de Jacobson, sans contact avec le cavum et il n'y a aucune trace de sillon choanal. L'organe de Jacobson est de grande taille et de structure classique. Comme nous l'avons déjà signalé, la glande nasale externe est particulièrement développée, au point qu'une nette lobulation y apparaît. Elle commence au niveau de la partie rostrale de l'organe de Jacobson, s'étend sur la moitié dorso-latérale du cavum, occupe toute la conque volumineuse et atteint, en arrière, la glande de Harder. Son conduit excréteur débouche à la jonction du vestibule et du cavum, c'est-à-dire très près des narines externes.

D'un point de vue histologique, les fosses nasales de *Xenopeltis* ressemblent beaucoup à celles de *Cylindrophis rufus*, à ceci près que dans l'organe de Jacobson les colonnes atteignent les deux tiers apicaux de l'épithélium sensoriel dorsal. Il n'en est pas de même de la glande nasale externe dont les tubes sont revêtus de grandes cellules prismatiques, hautes de 25 à 30 μ, contenant le plus souvent une assez forte quantité de gros grains de sécrétion bien individualisés, riches en protides et dépourvus de mucine acide. Toutefois, ces cellules appartiennent à deux types différents (Pl. X, E). Dans la majeure partie des tubes le produit de sécrétion est APS-négatif, réagit plus fortement au DDD qu'à la tétrazoréaction et se colore en jaune par le trichrome en un temps, alors que dans l'arbre collecteur les grains sont fortement APS-positifs, ne réagissent que de façon modérée au DDD et se colorent en rouge par le trichrome en un temps. Dans le conduit excréteur proprement dit, bien différencié, les cellules sont dépourvues de produit de sécrétion, mais l'épithélium bistratifié ne mérite cependant pas le terme d'épidermoïde.

Boidae.

Lichanura roseofusca Cope.

Le vestibule est aussi court que chez *Xenopeltis* et également dépourvu de diverticule. Le cavum, aplati dorso-ventralement dans son tiers rostral, s'élargit en arrière de l'organe de Jacobson et est alors partiellement occupé par une conque de taille modérée, attachée, tout d'abord dorso-latéralement, puis latéralement et enfin presque ventralement. Postérieurement, la structure des fosses nasales est tout à fait semblable à celle qui a été décrite chez *Xenopeltis*. Toutefois, au niveau de la partie postérieure de la conque, le canal lacrymal communique par un conduit étroit avec le plafond buccal. L'organe de Jacobson est de très grande taille et, au contraire, la glande nasale externe, très peu développée, n'atteint même pas en arrière la partie caudale de l'organe de Jacobson.

L'épithélium du bref vestibule, kératinisé en surface, comporte de nombreuses cellules alvéolaires. Bien que très étendu, l'épithélium olfactif l'est un peu moins que chez les deux espèces précédentes et ne recouvre guère que les trois quart du cavum (Pl. II, E). Les glandes de Bowman, de taille moyenne, sont extrêmement nombreuses et constituent parfois une couche presque continue. L'épi-

Source : MNHN, Paris

thélium respiratoire, festonné, tapisse tout l'angle externe du cavum dans ses deux tiers rostraux, sa face ventrale seulement lorsque l'attache de la conque devient ventro-latérale. On y trouve seulement des mucocytes et des cellules ciliées et les simples plis réguliers de l'épithélium ne prennent pas l'allure de véritables cryptes. L'organe de Jacobson est de structure classique, bien que les capillaires qui s'avancent jusque vers les deux tiers apicaux de l'épithélium sensoriel ne délimitent que des colonnes assez peu nettes. Il n'y a pas de produit de sécrétion dans les cellules de soutien de l'épithélium dorsal, très peu dans les cellules ciliées de l'épithélium ventral. Les angles sont revêtus par les cellules muco-séreuses habituelles. Le fond des tubes de la glande nasale externe est constitué par des cellules muco-séreuses prismatiques, hautes de 12 à 15 μ, à noyaux ovoïdes basaux, toute la partie supra-nucléaire étant pourvue de grains de sécrétion bien individualisés, modérément APS-positifs, assez riches en protides et contenant une petite quantité d'une mucine modérément acide. L'arbre excréteur tout entier est tapissé par de grands mucocytes ovoïdes, à noyaux basaux aplatis en galette, remplis d'une mucine acide se colorant en vert à la méthode de Ravetto.

Eryx johni (Gray).

Les fausses nasales de *Eryx johni* sont très semblables à celles de *Lichanura roseafusca*. Toutefois, le conduit naso-pharyngé est simple sur toute sa longueur. En outre, dans la glande nasale externe, les cellules muco-séreuses contiennent une quantité plus importante de mucine acide et les mucocytes n'apparaissent, en nombre croissant, que dans le court conduit excréteur.

Morelia argus (Lacépède).

D'après un petit nombre de coupes longitudinales, il semble que la structure des fosses nasales de ce Python soit très semblable à celle des deux espèces précédentes. La glande nasale externe paraît toutefois proportionnellement un peu plus développée. La forme du conduit naso-pharyngé n'a pu être déterminée avec certitude.

Les caractères histologiques sont également très proches. Signalons cependant une étendue plus grande de l'épithélium respiratoire dans la partie rostrale du cavum ; au total, l'épithélium olfactif tapisse environ les deux tiers du cavum. Dans l'organe de Jacobson, les nombreux capillaires sont alignés un peu au-dessous des noyaux des cellules de soutien, si bien que l'épithélium sensoriel est découpé en colonnes sur les quatre cinquièmes environ de sa hauteur ; la vascularisation du chorion ventral est très importante. Il existe une petite quantité de produit de sécrétion dans les cellules de soutien de l'épithélium dorsal, alors que les cellules ciliées de l'épithélium ventral en sont complètement dépourvues. La glande nasale externe comporte les deux catégories cellulaires habituelles, mais les mucocytes, fort peu nombreux, sont mélangés aux cellules muco-séreuses dans l'arbre collecteur et ne dominent même pas dans le conduit excréteur.

Casarea dussumieri (Schlegel).

Le vestibule est court, mais cependant pourvu d'une brève partie à orientation rostro-caudale. Le cavum, tout d'abord cylindrique, s'élargit latéralement en arrière de l'organe de Jacobson et il est alors en bonne partie occupé par une conque très aplatie et saillante qui, un peu comme chez les Gekkota, délimite un étage supérieur et un étage inférieur. Les choanes, presque confondues, s'ouvrent au niveau de l'extrémité toute postérieure de la conque ; juste au-delà, un brusque aplatissement dorso-ventral du cavum marque le passage au conduit naso-pharyngé. Celui-ci se présente sous la forme d'un profond sillon oblique débouchant, à côté de son symétrique, dans une choane impaire et médiane. Ces sillons naso-pharyngés ne tardent d'ailleurs pas à s'effacer. L'organe de Jacobson, de taille plutôt petite, est légèrement aplati dorso-ventralement. La glande nasale externe est très peu développée.

Malgré l'abondance des cellules alvéolaires, l'épithélium du vestibule est nettement kératinisé en surface, surtout à la périphérie des narines. L'étendue respective des épithéliums olfactif et respiratoire est la même que chez *Lichanura*. La seule particularité histologique importante est la présence,

Source MNHN, Paris

dans le produit de sécrétion des glandes de Bowman, d'une petite quantité de mucine acide (Pl. III, H). L'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson est nettement moins haut que d'ordinaire, sauf sur sa face médiale ; il est découpé jusqu'à mi-hauteur en larges colonnes. Le pourcentage des cellules sensorielles y est plus faible que chez les autres Serpents, à l'exception de *Crotalus*. Les tubes de la glande nasale externe sont revêtus d'un épithélium haut de 22 à 25 μ, constitué par un mélange de deux catégories cellulaires muco-séreuses : de grands éléments ovoïdes ou prismatiques, plus ou moins dégranulés et de petites cellules coniques comprimées entre les précédentes. Ces dernières dominent dans les canaux collecteurs où elles deviennent régulièrement prismatiques et sont seules dans le conduit excréteur. A ce niveau l'épithélium, plus haut, paraît pseudo-stratifié et le produit de sécrétion devient moins abondant. Cette deuxième catégorie cellulaire est donc beaucoup mieux représentée que chez les autres Boidae. En outre, il s'agit de cellules muco-séreuses et non de mucocytes.

Acrochordidae.

Acrochordus javanicus Hornsted.

Les narines, circulaires et proches l'une de l'autre, sont situées à l'extrémité dorso-rostrale du museau ; elles s'ouvrent sur un court vestibule cylindrique et étroit, à orientation rostro-caudale. Ce simple tube s'élargit latéralement en un diverticule au fond duquel débouche le conduit excréteur de la glande nasale externe et, médialement, se poursuit par le cavum. Il n'y a pas de tissu érectile entourant le vestibule, mais une paroi musculaire très développée. Le cavum, plus ou moins ovale sur coupe transversale et légèrement aplati dorso-ventralement, reste fort étroit sur toute sa longueur et s'ouvre postérieurement dans le plafond buccal un peu en avant des globes oculaires, sans qu'on puisse savoir où commence le conduit naso-pharyngé. Finalement, les fosses nasales sont réduites à deux simples tubes parallèles et à peu près rectilignes. L'organe de Jacobson, au contraire, est bien développé et de structure normale. La glande nasale externe est de très petite taille et noyée dans le tissu conjonctif, mais curieusement pourvue d'un conduit excréteur assez large.

L'épithélium vestibulaire, haut de 100 μ environ dans sa partie moyenne, est franchement épidermique. Toutefois, il s'épaissit et se festonne dans les diverticules où apparaissent de nombreuses cellules alvéolaires. L'épithélium olfactif ne tapisse que la face médiale de la partie rostrale du cavum, en avant de l'organe de Jacobson, le reste des fosses nasales étant recouvert par un épithélium respiratoire classique, assez haut et parfois festonné. Le nerf olfactif, bien que plus petit que le nerf voméro-nasal, est toutefois moins réduit qu'on aurait pu s'y attendre, vu la faible superficie de l'épithélium olfactif. La membrane basale de ce dernier est fortement indentée et même festonnée en raison de la pénétration plus ou moins profonde de capillaires dans la moitié basale de l'épithélium. De ce fait, les nombreuses cellules basales, à noyaux souvent coniques, forment une couche très irrégulière. Les cellules olfactives, relativement peu nombreuses (30 à 40 % environ, mais leur décompte précis est impossible du fait de l'irrégularité de l'épithélium), sont dépourvues de cils sensoriels (Pl. II, F). Les cellules de soutien, nombreuses, sont pourvues d'un produit de sécrétion très pauvre en mucines acides et leurs noyaux ovoïdes sont irrégulièrement rangés dans tout e la moitié apicale de l'épithélium. Il existe en outre un nombre non négligeable de mucocytes classiques dont la partie élargie et remplie de produit de sécrétion est généralement située au beau milieu de l'épithélium olfactif. Les glandes de Bowman sont nombreuses, de grande taille et très peu profondes. Sauf au centre de l'épithélium olfactif, elles se présentent sous la forme de simples cryptes, parfois difficiles à distinguer des replis épithéliaux. A la périphérie, certaines cellules contiennent d'ailleurs une petite quantité de mucines acides et présentent des caractères intermédiaires entre les cellules de Bowman classiques et les cellules de soutien de l'épithélium olfactif. Dans la zone de contact avec l'épithélium respiratoire (Pl. III, I), les noyaux des cellules de soutien gagnent progressivement le pôle basal, les corps cellulaires deviennent régulièrement prismatiques et l'abondance du produit de sécrétion augmente, en même temps qu'il s'enrichit en mucines acides. Finalement, les dernières cellules de soutien ressemblent à des cellules érythrophiles ; mais celles-ci n'existent pas dans l'épithélium respiratoire proprement dit, qui est

Source : MNHN, Paris

uniquement constitué par des mucocytes et des cellules ciliées. Au voisinage immédiat de l'épithélium olfactif, ainsi qu'aux angles et au fond des replis, il existe de profondes cryptes muqueuses. L'organe de Jacobson est profondément découpé en colonnes très nettes, les capillaires étant régulièrement situés sous la rangée des noyaux des cellules de soutien. La structure de l'organe de Jacobson est par ailleurs tout à fait classique et le pourcentage des cellules sensorielles y est élevé (Pl. VII, B).

La glande nasale externe est constituée, dans le fond des tubes, par des cellules séro-muqueuses cubiques, contenant une quantité variable de gros grains de sécrétion faiblement APS-positifs, dépourvus de mucine acide et très riches en protides et, dans l'arbre excréteur, par des cellules muco-séreuses élaborant un produit de sécrétion fortement APS-positif, très riche en mucines acides et pauvre en protides (Pl. X, F). Ces cellules muco-séreuses se poursuivent jusqu'au débouché dans le diverticule du vestibule.

Colubridae.

Calamaria pavimentata Duméril et Bibron.

Le vestibule est court et pourvu d'un petit diverticule s'avançant sur la face ventro-latérale du cavum. C'est au fond de ce diverticule que débouche le conduit excréteur de la glande nasale externe. Le cavum, allongé et dépourvu de conque, se continue par un conduit naso-pharyngé assez large. Celui-ci, en se rétrécissant légèrement, conflue avec son symétrique au niveau de la partie antérieure des globes oculaires, puis s'ouvre ventralement, par une choane unique et médiane, au-dessus de l'orifice de la trachée. L'organe de Jacobson est de grande taille et la glande nasale externe, bien développée, recouvre toute la face dorso-latérale du cavum, jusqu'à l'orbite.

Le bref vestibule et son diverticule sont pourvus d'assez nombreuses cellules alvéolaires. En l'absence de ligne de démarcation nette entre le cavum et le conduit naso-pharyngé, il est difficile de définir avec précision l'étendue relative de l'épithélium olfactif. Très majoritaire dans la partie antérieure du cavum, il dépasse à peine, en arrière, le niveau de la partie postérieure de l'organe de Jacobson. Localité à l'angle latéral du cavum dans ses deux tiers antérieurs, l'épithélium respiratoire s'étend progressivement sur la face ventrale, à partir du niveau de l'organe de Jacobson et recouvre, naturellement, la totalité du conduit naso-pharyngé. On y trouve uniquement des cellules ciliées et des mucocytes, ces derniers étant nettement minoritaires. Les glandes de Bowman sont peu nombreuses et de petite taille. L'organe de Jacobson présente la structure classique que nous retrouverons chez la plupart des Colubroidea. Dans l'épithélium dorsal, les noyaux des cellules de soutien forment une ligne continue et régulière à peu de distance de l'apex, tandis que le reste de l'épithélium est nettement découpé en « colonnes » occupées par les noyaux des nombreuses cellules sensorielles. Les autres parties de l'organe ont la même structure histologique que chez *Lacerta muralis*.

Les tubes de la glande nasale externe sont constitués par des cellules séro-muqueuses cubiques dont toute la région supra-nucléaire est remplie de gros grains de sécrétion érythrophiles et très riches en protides. Des cellules muco-séreuses prismatiques et plus hautes que les précédentes, dans lesquelles le produit de sécrétion assez peu abondant est localisé au tiers ou à l'extrémité apicale, tapissent l'arbre collecteur et le conduit excréteur, jusqu'à proximité immédiate de son débouché dans le diverticule du vestibule.

Oligodon taeniatus Gunther.

Anatomiquement, les fosses nasales de cette espèce sont assez semblables à celles de *Calamaria pavimentata*. Toutefois, le cavum, plus large et mieux individualisé, est pourvu au niveau de l'organe de Jacobson d'une petite conque cylindrique et saillante, à fine attache latérale, contenant un petit fragment de la glande nasale externe. Celle-ci est bien développée.

A l'exception de l'angle latéral, l'épithélium tapisse tout le cavum dans sa partie antérieure ; au-delà de l'organe de Jacobson, l'épithélium respiratoire s'étend rapidement sur les faces latérales et

Source MNHN, Paris

ventrales et l'épithélium olfactif, réduit à une simple languette dorsale, s'arrête à peu près au niveau de la partie rostrale des globes oculaires. Dans l'épithélium respiratoire, les mucocytes sont nettement plus nombreux dans les angles et au fond des plis, où s'amorcent de petites cryptes muqueuses. Les caractères histologiques de l'organe de Jacobson et de la glande nasale externe sont très semblables à ceux qui ont été décrits chez *Calmaria pavimentata*.

Boaedon fuliginosus (Boie).

Le vestibule est identique à celui des deux espèces précédentes. Le cavum est mieux différencié encore que celui de *Oligodon taeniatus* et pourvu d'une conque plus volumineuse, à fine attache ventro-latérale, située nettement en arrière de l'organe de Jacobson et atteignant presque le cul de sac caudal. Celui-ci est bien marqué, un brusque aplatissement marquant le passage au tube naso-pharyngé qui conflue dès sa naissance avec son symétrique. L'organe de Jacobson ne présente pas de particularité notable et la glande nasale externe est modérément développée.

L'épithélium olfactif recouvre les trois quarts du cavum, y compris la totalité de la conque et la majeure partie du cul de sac caudal. Les glandes de Bowman sont petites et peu nombreuses, la glande nasale externe de structure classique, avec des cellules séro-muqueuses ne contenant que très peu de produit de sécrétion et de hautes cellules muco-séreuses prismatiques localisées à l'arbre excréteur.

Psammodynastes pulverulentus (Boie).

Du fait de la brièveté du museau, le cavum s'étend très peu en arrière de l'organe de Jacobson. La glande nasale externe est assez peu développée, mais pour le reste les fosses nasales de cette espèce ressemblent de près à celles de *Oligodon taeniatus*.

Storeria occipitomaculata Storer.

Le vestibule est court et dépourvu de diverticule, le conduit excréteur de la glande nasale externe débouchant à l'extrémité caudale d'une languette de tissu épidermoïde qui s'avance légèrement dans le cavum. La conque, de forme classique et de petite taille, à attache latérale comme chez *Oligodon*, est située au niveau de l'organe de Jacobson et n'atteint pas ses extrémités antérieure et postérieure. Les deux conduits naso-pharyngés restent longtemps séparés et la choane médiane s'ouvre dès leur fusion.

L'épithélium olfactif est très étendu et tapisse sans doute un peu plus des trois quarts du cavum. Les tubes de la glande nasale externe sont constitués par des cellules séro-muqueuses pourvues de gros grains de sécrétion peu abondants et l'arbre excréteur par des cellules muco-séreuses classiques.

Coronella austriaca Laurenti.

Le vestibule est extrêmement court et dépourvu de diverticule, le conduit excréteur de la glande nasale externe débouchant à proximité immédiat des narines, sur la face latérale. Le tissu érectile est réduit à une petite masse située juste en avant de la narine. Le cavum est du type le plus répandu parmi les Colubroidea, avec un cul de sac bien marqué et une conque cylindrique, de taille modeste, à fine attache ventro-latérale, située au niveau de la partie postérieure de l'organe de Jacobson et le dépassant nettement en arrière. Les conduits naso-pharyngés restent séparés sur la moitié de leur longueur environ. L'organe de Jacobson est de grande taille et de structure classique (Pl. VII, C), la glande nasale externe est modérément développée, avec un petit lobule s'insinuant dans la conque.

Les cellules alvéolaires sont assez rares dans l'épithélium épidermoïde qui est d'ailleurs presque limité au pourtour des narines. L'épithélium olfactif recouvre environ les trois quarts du cavum, y compris la conque et le cul de sac caudal. Les glandes de Bowman sont assez nombreuses et de taille moyenne. L'épithélium respiratoire forme, dans l'angle ventro-latéral du cavum, des plis exclusivement tapissés de cellules muqueuses ; ailleurs, les cellules ciliées dominent nettement. La glande nasale externe est constituée par les deux catégories cellulaires habituelles, normalement réparties.

Source : MNHN, Paris

Dendrelaphis pictus (Gmelin).

Anatomiquement, les fosses nasales de cette espèce sont presqu'identiques à celles de *Coronella austriaca*. Tout au plus peut-on signaler une étendue un peu plus grande de la conque en arrière de l'organe de Jacobson.

Les cellules alvéolaires sont nombreuses dans l'épithélium vestibulaire, mais il existe une nette kératinisation superficielle. L'épithélium olfactif est de structure et d'étendue normales ; toutefois, le pourcentage des cellules olfactives y est un peu faible pour un Serpent et les glandes de Bowman sont de petite taille. Dans la glande nasale externe, des cellules séro-muqueuses presqu'entièrement dépourvues de produit de sécrétion occupent les tubes proprement dits, mais l'arbre excréteur, particulièrement développé et à lumière large, est également tapissé en majeure partie par ces mêmes cellules qui deviennent alors plus hautes et plus étroites ; on y trouve en outre, irrégulièrement éparpillées, un certain nombre de grandes cellules muco-séreuses ovoïdes, rappelant les mucocytes par leur forme, mais dont le produit de sécrétion est assez riche en protides.

Natrix natrix (L.) et *Natrix maura* (L.).

Les narines de *Natrix maura* amorcent une migration vers la partie supérieure du museau, alors que celles de *N. natrix* ont la situation latérale habituelle. Ceci mis à part, les fosses nasales de ces deux espèces sont identiques entre elles et très semblables à celles de *Coronella*. Toutefois, la petite masse de tissu érectile située contre le vestibule est un peu plus volumineuse, le cavum paraît un peu plus court et la conque est située toute entière en arrière de l'organe de Jacobson. L'épithélium épidermoïde du vestibule, pourvu de nombreuses cellules alvéolaires, est relativement étendu. L'épithélium olfactif est bien développé (Pl. II, G) ; il recouvre la majeure partie de la conque et s'étend jusqu'au cul de sac caudal. Les glandes de Bowman sont assez nombreuses et de taille moyenne ; leur produit de sécrétion présente la particularité de contenir une petite quantité d'une mucine acide. L'épithélium respiratoire est un peu plus développé que d'ordinaire dans la partie rostrale du cavum, notamment au pourtour du vestibule, où il forme des plis profonds et parfois de petites cryptes muqueuses ; ailleurs, les cellules ciliées dominent nettement. Dans la glande nasale externe il existe, outre les deux catégories cellulaires habituelles, de rares mucocytes éparpillés dans le conduit excréteur.

Dasypeltis scaber (L.).

Les fosses nasales de ce Serpent mangeurs d'œufs ont une structure très classique, à ceci prés que la conque, assez petite, est située toute entière au niveau de l'organe de Jacobson et qu'en arrière de celui-ci le cavum passe rapidement au conduit naso-pharyngé. Ce dernier est double sur la moitié de sa longueur, simple ensuite et ne s'ouvre qu'à son extrémité caudale.

Homalopsis buccata (L.), *Enhydris enhydris* (Schneider), *Enhydris bocourti* (Jan) et *Herpeton tentaculatum* Lacépède.

Ces quatre Homalopsinae sont pourvues de narines assez proches l'une de l'autre et situées à la partie supérieure du museau. Le vestibule, extrêmement court, est pourvu d'un petit diverticule latéral tapissé de cellules alvéolaires et se continuant par le conduit de la glande nasale externe. Il existe une petite masse de tissu érectile dans la partie postérieure de la marge dorso-latérale de la narine. Le cavum est relativement peu développé, un peu aplati dorso-ventralement dans sa partie rostrale, nettement aplati latéralement en arrière de l'organe de Jacobson. Le passage au conduit naso-pharyngé est assez brusque, mais sans que se différencie un véritable cul de sac caudal. La conque est réduite à une simple saillie latérale située juste en arrière du niveau de l'organe de Jacobson. Les conduits naso-pharyngés, courts, sont séparés sur presque toute leur longueur. L'organe de Jacobson est d'assez grande taille et la glande nasale externe peu développée.

D'un point de vue histologique, les Homalopsinae ne diffèrent guère des autres Colubridae. Tout au plus peut-on noter une étendue légèrement moindre de l'épithélium olfactif, un pourcentage

Source : MNHN, Paris

de cellules olfactives un peu inférieur à la moyenne et l'existence, sur chaque flanc de l'épithélium respiratoire dans la moitié rostrale du cavum, d'un repli épithélial profond. Bien que petite, la glande nasale externe est pourvue des deux catégories cellulaires habituelles (Pl. X, H).

Elapidae.

Denisonia signata (Jan).

Le vestibule, court, possède un petit diverticule entièrement tapissé de cellules alvéolaires, au fond duquel débouche le conduit excréteur de la glande nasale externe. Le cavum, relativement volumineux, est pourvu d'une conque de taille moyenne, placée en arrière de l'organe de Jacobson et d'un cul de sac caudal net au-dessous duquel les conduits naso-pharyngés confluent. La glande nasale externe est bien développée et son extrémité postérieure s'engage dans la conque.

L'épithélium olfactif s'étend jusqu'au cul de sac caudal du cavum. La glande nasale externe est de structure classique, avec dans la majeure partie des tubes de grandes cellules cubiques entièrement dégranulées, et dans l'arbre excréteur, des cellules muco-séreuses prismatiques dont la moitié ou le tiers apical est rempli d'un produit de sécrétion dense (Pl. IX, D). Mais il existe en outre un petit lobule rostro-ventral, principalement constitué par de grandes cellules muco-séreuses prismatiques différentes des précédentes, entièrement remplies de grains de sécrétion plus fins, moins fortement APS-positifs et contenant une mucine moins acide ; s'y ajoutent, en petit nombre, les deux autres catégories cellulaires, avec leur répartition habituelle.

Hydrophiidae.

Laticauda colubrina (Schneider).

Le vestibule, court, est entièrement revêtu de cellules alvéolaires et pourvu d'un petit diverticule analogue à celui de *Denisonia*. Il n'y a pas de tissu érectile à son voisinage immédiat, mais des faisceaux longitudinaux de fibres musculaires en avant de sa paroi rostrale. Le cavum, assez allongé, est dépourvu de conque et se poursuit sans solution de continuité par un tube naso-pharyngé cylindrique qui reste jusqu'au bout séparé de son symétrique. La glande nasale externe, assez peu développée, ne dépasse pas en arrière l'extrémité caudale de l'organe de Jacobson.

L'épithélium olfactif est de structure et d'étendue normales. Les glandes de Bowman, de taille moyenne, sont peu nombreuses. Les cellules ciliées dominent dans l'épithélium respiratoire. La glande nasale externe comporte, au fond des tubes, de petites cellules séro-muqueuses cubiques, le plus souvent remplies de gros grains de sécrétion ; dans le reste de l'organe, y compris le conduit excréteur, l'épithélium est constitué par des cellules muco-séreuses plus grandes, également riches en grains de sécrétion plus fins.

Microcephalophis gracilis (Shaw).

Pour cette espèce, nous ne disposions que d'un fragment de tête résultant d'une coupe parasagittale. Des fosses nasales, seul l'organe de Jacobson figure en entier, le vestibule et le cavum n'étant représentés que par leur moitié latérale. Vu la rareté des documents dont on dispose sur les Hydrophiidae, nous avons cependant jugé utile d'utiliser ce matériel incomplet.

Les narines sont situées sur la face dorsale du museau et suivies d'un vestibule à orientation dorso-caudale et légèrement caudale, situé au niveau de l'organe de Jacobson, relativement long pour un Serpent et terminé par un sphincter musculaire. La forme du cavum n'a pu être appréciée, mais il semble très court et situé tout entier en arrière de l'organe de Jacobson. Ce dernier est de grande taille et de structure classique. Il n'y a apparemment pas de glande nasale externe.

Les cellules alvéolaires sont très nombreuses dans le vestibule. L'épithélium olfactif ne figure

Source : MNHN, Paris

pas sur nos coupes, ce qui signifie que son étendue est inférieure au tiers de la surface du cavum. L'épithélium respiratoire, qui occupe au moins toutes les faces latérale et ventrale du cavuni, est de composition classique et pourvu, au voisinage du vestibule, de cryptes muqueuses profondes.

Viperidae.

Atractapsis sp.

Le cavum se poursuit nettement en avant des narines dans le museau saillant de ce Serpent fouisseur, si bien que le vestibule, court, débouche latéralement dans le cavum au niveau de son quart rostral, bien en avant cependant de l'organe de Jacobson. Il n'y a pas de conque à proprement parler, mais une simple saillie dorso-latérale située en arrière de l'organe de Jacobson. Les conduits naso-pharyngés, assez longs, restent séparés jusqu'à proximité immédiate de leur orifice. L'organe de Jacobson, de grande taille, est de structure classique, la glande nasale externe très bien développée.

L'épithélium olfactif occupe environ les trois quart de la surface du cavum et est réparti de la façon habituelle. Les glandes de Bowman sont assez nombreuses et plutôt petites. La majeure partie des tubes de la glande nasale externe est constituée par des cellules séro-muqueuses cubiques, élaborant en quantité variable des grains de sécrétion faiblement APS-positifs. L'arbre collecteur et le conduit excréteur sont tapissés de cellules muco-séreuses prismatiques banales.

Vipera aspis (L.).

Les fosses nasales de *Vipera aspis* sont très semblables à celles de nombreuses Couleuvres telles que *Coronella*, avec une conque assez petite située juste en arrière de l'organe de Jacobson et des conduits naso-pharyngés séparés sur la moitié de leur longueur environ. Toutefois, le cavum se poursuit légèrement en avant des narines, l'épithélium olfactif est un peu moins étendu, le produit de sécrétion des glandes de Bowman contient souvent une petite quantité d'une mucine peu acide et il existe quelques cellules érythrophiles dans la zone de contact avec l'épithélium respiratoire (Pl. If, H, IV, A et Vfl, E). En outre, la glande nasale externe est peu développée ; le fond des tubes est constitué par des cellules séro-muqueuses très fortement APS-positives, l'arbre excréteur par des cellules muco-séreuses régulièrement prismatiques.

Crotalus viridis Rafinesque et *Crotalus atrox* Baird et Girard.

Le cavum se poursuit légèrement en avant des narines, comme chez *Vipera aspis* et la conque, très petite, est située au niveau de l'organe de Jacobson. Comme chez certains Booidea, le cavum s'unit à son symétrique dans sa partie toute postérieure et s'ouvre ventralement par une large choane impaire et médiane. De ce fait, les conduits naso-pharyngés, confondus, ne sont pas clos ventralement et forment une profonde gouttière qui se continue en un sillon inter-orbitaire assez large. L'organe de Jacobson est d'assez petite taille pour un Serpent et la glande nasale externe est très peu développée.

L'épithélium olfactif a une répartition normale mais, comme chez *Vipera aspis*, il semble un peu moins étendu que chez la plupart des Colubroidea et il n'occupe guère que les deux tiers de la surface du cavum. Sa structure est classique, mais le pourcentage des cellules olfactives y est relativement faible (Pl. II, f). Les glandes de Bowman sont cependant nombreuses et de grande taille. Les cellules érythrophiles de l'épithélium respiratoire sont nombreuses au voisinage immédiat de l'épithélium olfactif, mais elles ne s'étendent pas au-delà. Le pourcentage des cellules sensorielles dans l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson est également inférieur à la moyenne, ce que la taille relative de l'organe laissait prévoir (Pl. VII, F). Dans la glande nasale externe des cellules probablement séro-muqueuses, de petite taille et totalement dégranulées, n'existent qu'au fond des tubes et la majorité de l'organe est constitué par des cellules muco-séreuses classiques. Il existe toutefois un nombre non négligeable de mucocytes éparpillés dans le conduit excréteur.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ SYNTHÉTIQUE DES RÉSUTATS ET DISCUSSION

Nous n'apportons que peu de données inédites en ce qui concerne l'anatomie des fosses nasales des Lépidosauriens. Toutefois, la comparaison d'une espèce à l'autre de structures souvent complexes et d'une extrême variabilité, est assez difficile à faire d'après des données bibliographiques éparses. Comme nous avons une expérience personnelle d'un matériel assez abondant et représentatif, il nous a semblé utile d'établir des tableaux comparatifs des caractères anatomiques des fosses nasales.

Inversement, les données histologiques sont à la fois plus originales et plus faciles à interpréter car, sauf pour la glande nasale externe, leur variabilité est moindre.

Du fait de la diversité des structures étudiées, il nous a semblé préférable d'aborder la discussion séparément, à la suite du résumé synthétique des résultats de chaque partie des fosses nasales. Nous envisagerons donc, successivement, le vestibule, le cavum avec ses deux types d'épithélium, les choanes et le conduit naso-pharyngé, le canal lachrymal et le sillon choanal, l'organe de Jacobson et enfin la glande nasale externe.

VESTIBULE

Anatomie.

D'après notre matériel et sans tenir compte du cas un peu particulier de *Brookesia spectrum*, les différentes formes du vestibule des Lépidosauriens peuvent être ramenées à 6 types principaux.

I — Vestibule très court, transversal, débouchant directement sur la face latérale de l'extrémité rostrale du cavum (limité au pourtour des narines chez de nombreux Colubroidea et Booidea).

Scincoidea (sauf *Chalcides*) — Anguidae — Serpents.

II — Vestibule assez court, en forme de L, débouchant sur la face dorso-latérale de l'extrémité rostrale du cavum, en avant de l'organe de Jacobson.

Hoplodactylus — Lacertidae — Cordylidae — *Trogonophis*.

III — Vestibule un peu plus long que précédemment, se continuant par le cavum au niveau de l'organe de Jacobson.

Phelsuma — *Xantusia* — *Lialis* — *Anolis* — Teiidae — *Chalcides* — *Anniella* — *Blanus*.

IV — Vestibule assez long, débouchant dans le cavum près de son extrémité rostrale, mais en arrière de l'organe de Jacobson.

a — En forme de L, débouchant sur la face dorso-médiale du cavum.

Tarentola, *Gehydra*, *Coleonyx*, *Liolepis*.

b — En forme de S allongé, débouchant sur la face dorso-latérale du cavum.

Iguana, *Chalarodan*.

Source : MNHN, Paris

c — Formant une boucle en avant des narines (qui sont situées en arrière de l'organe de Jacobson) et débouchant sur la face dorso-médiale du cavum.
Physignatus, Amphibolurus Diporiphora.

V — Vestibule très long, débouchant sur la face dorso-caudale du cavum.
Uta, Uma, Phrynosoma.

VI — Vestibule long, en J chez les espèces à narines reportées en arrière, débouchant à l'extrémité rostro-dorsale d'un cavum court et large.
Varanus.

L'anatomie du vestibule des Squamates a fait l'objet d'assez nombreuses publications, notamment celles de Eckart (1922), Pratt (1948) et Stebbins (1948), basées sur un matériel important. Chez les Iguanidae, Stebbins distingue 3 types de vestibule : le type *Anolis*, assez simple, correspondant à notre type III, le type *Dipsosaurus*, déjà plus complexe, correspondant à notre division IV b et le type *Uma*, le plus évolué, correspondant à notre type V. Dans l'ensemble, les espèces étudiées par les autres auteurs se rangent tout aussi aisément dans notre tableau : *Stenodactylus* et *Phyllodactylus* à côté de *Tarentola*, *Agama* à côté de *Physignatus*, etc... Toutefois, d'après Lemire et al. (1970), l'Agamidae *Uromastix acanthinurus* se rapprocherait des Iguanidae du type *Dipsosaurus*.

Quelques espèces posent cependant des problèmes, en particulier les Caméléons. Chez *Brookesia* nous avons trouvé un vestibule modérément long et très fortement comprimé par une masse considérable de tissu érectile, débouchant à la partie rostrale d'un cavum très réduit. Or, chez divers représentants du genre *Chamaeleo*, Haas (1937) et Pratt (1948) décrivent un vestibule très large, en forme de S et débouchant sur la face dorso-latérale d'un cavum également réduit. Il est possible que le tissu érectile de notre unique spécimen ait été anormalement gonflé, mais cette hypothèse demanderait à être confirmée. De toute façon, il semble bien que le vestibule des Chamaeleonidae représente un type assez particulier. Les Agamidae de Ceylan étudiés par Eckart (1922) mériteraient également des recherches complémentaires. En effet, alors que la structure générale des fosses nasales semble à première vue très semblable chez les différentes espèces, avec un vestibule très long débouchant à la partie latéro-caudale du cavum (c'est-à-dire à peu près le type *Uma* de Stebbins et notre type V), l'emplacement de l'orifice du conduit excréteur de la glande nasale externe, ainsi que la limite de l'épithélium épidermoïde, varient selon les espèces du fond du cavum au niveau de la partie rostrale de l'organe de Jacobson.

Le développement du manchon de tissu érectile qui entoure éventuellement le vestibule est beaucoup moins bien connu que la structure de ce dernier, sauf chez les Iguanidae étudiés par Stebbins. Dans notre matériel, ce tissu érectile est particulièrement épais chez *Brookesia*, bien développé chez *Xantusia*, *Chalarodon*, *Uta*, *Uma*, *Phrynosoma*, les Agamidae et les Cordylidae, modérément développé chez les Gekkonidae, *Lialis*, *Iguana*, *Anolis*, *Acanthodactylus*, les Teiidae et *Chalcides*, peu développé chez *Lacerta*, *Varanus* et les Amphisbéniens, pratiquement ou totalement absent chez les Sphénodon, les Scincomorpha (sauf *Chalcides*), les Anguidae et les Serpents. Dans l'ensemble, il existe un certain rapport entre l'étendue du vestibule et l'importance relative du tissu érectile. Ce dernier est très réduit ou absent chez les formes à vestibule très court (groupe I) et, au contraire, toujours bien développé chez les formes à vestibule très long (groupes IV c et V). Mais, en dehors de ces cas extrêmes, la corrélation est beaucoup moins nette et, dans les groupes II et III notamment, le tissu érectile peut, selon les espèces, être peu, modérément ou bien développé.

Kathariner (1900) estime que chez la plupart des Serpents aquatiques (Hydrophiidae, Acrochordidae, Homalopsinae et *Natrix maura*, mais non *Agkistrodon piscivorus*), l'occlusion des narines est réalisée par la turgescence du tissu caverneux situé contre certaines parois du vestibule, leur ouverture nécessitant au contraire un effort musculaire durant le temps de l'expiration et de l'inspiration. La structure anatomique réalisée pour ce faire varie beaucoup d'un groupe à l'autre, mais le principe reste le même. D'un point de vue fonctionnel, nous nous rallions volontiers à cette interprétation. Nous n'avons trouvé ni véritable sphincter musculaire chez les Hydrophiidae, ni valvule cutanée utilisable chez les Homalopsinae, tandis qu'il existe à l'angle latéral de la partie du vestibule située

Source MNHN, Paris

en avant des narines de *Natrix maura* et dans la marge dorso-latérale de la narine des Homalopsinae, une petite masse de tissu érectile apte à jouer le rôle que lui attribue Katbariner. Toutefois, il n'y a pratiquement pas de tissu érectile autour du vestibule de *Laticauda*, ni de *Acrochordus*, seulement des amas de fibres musculaires longitudinales en avant du vestibule du premier et des fibres musculaires non organisées en sphincter, souvent transversales et noyées dans du tissu conjonctif, autour du vestibule du second. Le problème demande donc à être repris, notamment à l'aide des observations sur le vivant qui ont permis à Kathariner d'élucider le mécanisme de la fermeture des narines de *Natrix maura*. Ajoutons que la petite masse de tissu érectile qui permet à cette dernière espèce de fermer ses narines existe également, bien que moins développée, chez d'autres Colubridae tels que *Coronella austriaca* et *Natrix natrix*.

Histologie (Pl. I).

Les différents types d'épithélium vestibulaire ont déjà été décrits lors de l'exposé des caractères histologiques généraux et nous n'avons plus qu'à préciser leur répartition systématique, en tenant compte de la présence ou de l'absence des cellules alvéolaires. Nous obtenons le tableau suivant :

I — Épithélium très court, passant rapidement d'un épithélium épidermique à un épithélium non ou peu karatinisé.

a — Pas de cellule alvéolaire.
Scincoidea.

b — Cellules alvéolaires généralement nombreuses dans la moitié profonde et les diverticules.
Anguidae — *Anniella* — Serpents (cellules alvéolaires rares chez *Vipera* et, à un moindre degré, *Crotalus*).

II — Épithélium presqu'épidermique, avec un stratum corneum compactum mince, mais en place. Pas de cellules alvéolaires (sauf tout au fond du vestibule de *Acrochordus*).
Varanus — *Trogonophis* — *Acrochordus*.

III — Épithélium épidermoïde, surmonté d'un stratum corneum relaxum mince et desquammant rapidement.

a — Pas de cellules alvéolaires.
Lialis — Iguanidae — Agamidae — Teiidae — Cordylidae — *Sphenodon*.

b — Cellules alvéolaires assez nombreuses et régulièrement réparties.
Lacertidae — *Blanus*.

IV — Épithélium épidermoïde à kératinisation à peine amorcée. Pas de cellules alvéolaires.
Brookesia.

V — Épithélium mince, pourvu de cellules superficielles saillantes et d'un corneum relaxum très mince. Pas de cellules alvéolaires.
Gekkonidae — *Xantusia*.

En réalité, le passage du type II au type IV est assez progressif. En outre, il existe de notables variations individuelles, probablement en rapport avec le cycle des mues. Ainsi que nous l'avons signalé lors de la description par espèce, *Varanus salvator* représente un cas très particulier, puisque la moitié profonde du vestibule est recouverte par une muqueuse malpighienne, pourvue de cryptes muqueuses, qui se poursuit dans le cavum où elle représente l'épithélium respiratoire. La position de l'orifice du conduit excréteur de la glande nasale externe démontre cependant que cette zone correspond bien au vestibule. On voit qu'en ce qui concerne le revêtement épithélial les différentes familles présentent une réelle homogénéité, ce qui n'est pas le cas pour l'anatomie. Le cas de *Varanus* mis à part, nous

Source : MNHN, Paris

n'avons jamais trouvé de cellules muqueuses dans le vestibule des Lépidosauriens, bien qu'elles aient été signalées chez le Sphénodon par Osawa (1898) et chez *Amphisbaena* par Fischer (1900).

Il ressort du tableau que les cellules alvéolaires n'existent pas dans le vestibule de *Sphenodon*, des Gekkota, des Iguania, des Scincomorpha à l'exception des Lacertidae, de *Varanus* et de *Trogonophis*. Elles sont au contraire abondantes chez les Anguidae, *Anniella*, *Blanus* et la plupart des Serpents. Leur répartition est donc étroitement liée à la position systématique, mais leur rôle reste hypothétique.

Rapports avec la position systématique et le mode de vie.

Les variations de la forme et des dimensions du vestibule des Lacertiliens ont attiré l'attention depuis longtemps et Stebbins (1948) a particulièrement étudié ce problème. On estime généralement que l'allongement du vestibule, accompagné d'un plus grand développement du manchon érectile, favorise la vie dans les régions chaudes et sèches. L'air inspiré se trouve mieux débarrassé des poussières et ramené à une température voisine de celle du corps avant de pénétrer dans le cavum. D'autre part, entre les mouvements respiratoires, l'épithélium du cavum est préservé de la perte d'eau, surtout si le tissu érectile, en se dilatant, oblitère plus ou moins la lumière du vestibule. Ce dernier phénomène empêche également le sable de pénétrer dans les fosses nasales, ce qui peut être important pour les formes sabulicoles ou plus ou moins fouisseuses.

Au niveau de chaque famille, il existe apparemment une certaine corrélation entre la structure du vestibule et le mode de vie, les espèces dont le vestibule est le plus court étant plus nombreuses dans les régions humides (dans notre matériel, c'est le cas de *Hoplodactylus pacificus*, des Anolis, de *Liolepis belliana*), tandis que les espèces pourvues d'un vestibule allongé, entouré d'un large manchon de tissu érectile, sont plus fréquentes dans les zones arides et surtout parmi les espèces sabulicoles plus ou moins fouisseuses. Mais, comme le fait remarquer Stebbins (1948, p. 215) ... « not all lizards of xerophilous habits show this kind of nasal specialization, neither are all the genera that possess it limited to dry situation or fossorial activity. ».

D'autre part, la tendance à l'élongation du vestibule est fortement liée à la position systématique. Cette tendance est particulièrement développée chez les Iguania (y compris les Chamaeleonidae, famille fort mal représentée dans les zones arides et dépourvue d'espèces fouisseuses), modérée chez les Gekkota, les Teiidae et les Amphisbéniens, faible chez les Lacertidae et les Scincoidea, pratiquement nulle chez les Serpents. Toutefois, même en tenant compte des nombreuses données bibliographiques utilisables, nous ne connaissons de ce point de vue qu'un petit nombre d'espèces de chaque famille. Il serait, par exemple, intéressant de savoir si d'autres Scincidae sabulicoles des zones arides présentent, comme *Chalcides mionecton*, une tendance à l'élongation du vestibule et si cette tendance est liée principalement au fouissement ou à la vie dans les déserts.

CAVUM

Anatomie.

Compte tenu de la présence et du développement de la conque, la structure du cavum varie tout autant que celle du vestibule, comme le montre la tableau ci-dessous. Il convient toutefois d'insister sur le fait que, sauf dans les cas extrêmes, la taille relative du cavum est très difficile à apprécier, ne serait-ce que parce que les dimensions relatives de la tête et du corps varient beaucoup selon les espèces.

I — Cavum réduit, dépourvu de cul de sac postérieur et de conque.
Brookesia — *Acrochordus*.

Source : MNHN, Paris

II — Cavum légèrement réduit ou normal, mais dépourvu de conque.
Anolis, Uta, Uma, Phrynosoma — Typhlops braminus — Leptotyphlops — Calamaria — Lati cauda.

III — Conque réduite à une simple saillie sur la face dorso-latérale ou latérale du cavum.
Chalarodon — Homalopsinae — Atractaspis.

IV — Conque formant un net renflement longitudinal.
a — Sur la face dorsale ou dorso-latérale du cavum.
Anniella — Amphisbèniens.
b — Sur la face ventro-latérale du cavum.
Typhlops punctatu s.

V — Conque massive et proéminente, à large attache dorsale, ne se pédiculisant qu'à sa partie toute postérieure.
a — D'assez petite taille.
Agamidae.
b — D'assez grande taille.
Iguana — Heloderma — Varanus.

VI — Conque volumineuse et saillante, attachée tout d'abord sur la face dorsale ou dorso-latérale du cavum, puis sur sa face ventro-latérale.
Sphenodon — Lacertoidea — Scincidae — Anguidae.

VII — Conque aplatie, mais très étendue transversalement, attachée à la face ventro-latérale du cavum.
Gekkota — *Feylinia — Casarea.*

VIfI — Conque cylindrique, attachée par un mince pédicule à la face latérale, puis ventro-latérale du cavum.
a — Conque de très petite taille, située au niveau de l'organe de Jacobson.
Oligodon, Storeria, Psammodynastes, Dasypeltis — Crotalus.
b — Conque de petite taille.
Boaedon, Coronella, Dendrelaphis, Natrix — Denisonia — Vipera.
c — Conque de taille moyenne, située en arrière de l'organe de Jacobson.
Cylindrophis — Lichanura, Eryx, Morelia.

IX — Conque très volumineuse, remplissant presque tout le cavum, à large attache latérale.
Xenopeltis.

Comme dans le cas du vestibule, les données bibliographiques utilisables, dues principalement aux travaux de Kathariner (1900), Malan (1946), Pratt (1948) et Stebbins (1948) sont nombreuses et elles s'intègrent aisément dans notre tableau. Ainsi *Sceloporus* appartient au type II, *Draco* et *Leiosaurus* au type V *a*, comme d'autres Agamidae, *Dipsosaurus* et *Sauromalus* au type V *b*, comme *Iguana*, *Chersydrus granulatus* ressemble à *Acrochordus javanicus* et *Cerberus* aux autres Homalopsinae. D'après Kathariner, les Hydrophiinae *Enhydris* (= *Hydrophis*) *hardwickii* et *Pelamis bicolor* (= *P. platurus*) sont dépourvus de conque et leur cavum semble plus simple que celui de *Laticauda*, sans cependant être réduit à un simple tube comme chez les Acrochordidae. Il en est probablement de même pour *Microcephalophis gracilis*. Enfin, d'après la description et les nombreuses figures de Haas (1964 et 1968), la structure des fosses nasales de *Liotyphlops albirostris* et de *Anomalepis aspinosus* ne diffère guère de celle du genre *Typhlops*. Toutefois, *Anomalepis* est pourvu d'une petite conque pédiculisée au niveau de l'organe de Jacobson, comme certains Colubroidea, tandis que chez *Liotyphlops* la conque est réduite à une simple saillie longitudinale sur la face latérale du cavum, moins volumineuse que chez *Typhlops punctatus*.

Source MNHN, Paris

Epithélium olfactif.

Localisation et étendue.

La localisation et l'étendue relative de l'épithélium olfactif varient de façon considérable parmi les Lépidosauriens. L'ensemble de nos données peut être résumé de la façon suivante :

I — Épithélium olfactif très réduit et dépourvu de cils sensoriels.

a — Simple lentille sur le plafond du cavum.
Brookesia.

b — Face médiale de la partie toute rostrale d'un cavum tubulaire.
Acrochordus.

II — Entre 1/5 et 1/4 de la surface du cavum.

a — Face médio-dorsale de la moitié dorsale du cavum.
Anolis.

b — Face dorso-caudale du cavum.
Uta, Uma, Phrynosoma.

III — Entre 1/3 et 2/5 médians du cavum (rangés par ordre de superficie croissante).
Varanus — Physignatus, Diporiphora, Amphibolurus — Liolepis, Heloderma.

IV — 1/2 ou un peu plus de la surface du cavum. Faces dorsale et médiale.
Sphenodon — Gekkota — Iguana, Chalarodon.

V — Environ les 2/3 de la surface du cavum, débordant des faces médiale et dorsale et occupant presque toute l'extrémité rostrale.
Lacertoidea — Anguidae — *Crotalus.*

VI — Environ les 3/4 de la surface du cavum, l'épithélium respiratoire étant limité à une zone ventro-latérale, très étroite antérieurement et qui s'élargit postérieurement.
Scincoidea — *Anniella* — Amphisbéniens — La majorité des Serpents.

VII — Près des 5/6 de la surface du cavum, réparti comme en VI.
Cylindrophis — Xenopeltis.

Il existe une corrélation assez étroite entre la localisation de l'épithélium olfactif dans le cavum et l'emplacement du débouché du vestibule. L'épithélium olfactif est toujours en contact avec l'épithélium vestibulaire et, dans la plupart des cas, il atteint son développement maximal dans une zone assez proche de la jonction vestibule-cavum. Ce phénomène est particulièrement net chez les Iguanidae pourvus d'un vestibule très long et d'un épithélium olfactif très peu développé.

Dans l'ensemble, l'épithélium olfactif est d'autant plus étendu que le vestibule est plus court, mais cette règle est beaucoup moins stricte que la précédente. D'autre part, pour comparer d'une espèce à l'autre l'étendue relative de l'épithélium olfactif, il faut tenir compte de la forme du cavum et du fait qu'une conque très développée peut doubler la surface de revêtement épithéliale. Ainsi, l'épithélium olfactif des Gekkota est en réalité plus étendu, pour des animaux de taille égale, que celui de *Chalarodon*, bien que dans les deux cas il tapisse environ la moitié de la surface du cavum.

Il y a peu de données bibliographiques sur l'étendue de l'épithélium olfactif, encore que sa répartition générale soit connue depuis longtemps. Haas (1937) signale son absence chez *Chamaeleo chamaeleon* et Stebbins (1948) sa réduction chez les Iguanidae du type *Uma*. Les observations de Kathariner (1900) sur les Serpents aquatiques sont plus détaillées. Chez *Chersydrus granulatus* et *Hydrophis hardwickii* l'épithélium olfactif est réduit à une bordure étroite sur le plafond du cavum ; il est un peu plus développé chez *Pelamis platurus* et normalement étendu chez *Laticauda colubrina* et divers Homalopsinae.

Source MNHN, Paris

Caractères histologiques (Pl. II et fff).

Les caractères histologiques généraux qui ont déjà été décrits se retrouvent fidèlement parmi l'immense majorité des Lépidosauriens. Les cellules sensorielles, notamment, présentent une très grande uniformité — à ceci près que la taille de leurs noyaux est, comme dans toutes les autres catégories cellulaires étudiées à cet égard, un caractère spécifique. L'aspect des cellules de soutien varie davantage, sans doute parce que ces éléments présentent un cycle sécrétoire et sont sujets à renouvellement. C'est ainsi que si leurs noyaux sont généralement ovoïdes et plus gros et clairs que ceux des cellules olfactives, un pourcentage variable d'entre eux apparaît plus ou moins ratatiné et chromophile. Il s'agit là d'un caractère individuel, sauf chez les Anguidae, Anniellidae et Helodermatidae, où la proportion de ces noyaux atypiques est particulièrement élevée. Le produit de sécrétion des cellules de soutien est toujours de type muco-séreux, bien que l'intensité de la réaction à l'APS, le degré d'acidité des mucines et l'abondance des protides décelables par les techniques utilisées ici varient de façon notable d'une espèce à l'autre, ainsi que cela ressort du tableau II. La présence de mucines dans les cellules de soutien de divers Reptiles avait déjà été signalée par Slotwinski (1949) et Oledzka-Slotwinska (1959).

Brookesia spectrum, *Acrochordus javanicus* et *Varanus salvator* représentent des cas particuliers. Sans revenir sur la description qui en a été faite dans l'étude par espèce, rappelons que la réduction de l'épithélium olfactif se traduit par l'absence ou tout au moins la rareté des cils sensoriels, ainsi que par l'absence de stratification nette des noyaux des différents éléments cellulaires. Il en est probablement de même, d'après les descriptions de Kathariner (1900), chez certains Serpents aquatiques spécialisés, tels que *Chersydrus granulatus* (Acrochordidae) et *Hydrophis hardwickii* (Hydrophiinae). L'épithélium olfactif de *Brookesia* et d'*Acrochordus* n'est probablement pas fonctionnel, alors que les caractères histologiques suggèrent simplement une sensibilité réduite chez *Varanus*.

On admet généralement que le pourcentage des cellules olfactives par rapport au total des éléments de l'épithélium (% Co), ou plus simplement le rapport cellules sensorielles/cellules de soutien (Co/Ct), représentent un assez bon critère morphologique du développement de l'olfaction d'une espèce donnée. Ces pourcentages et rapports figurent dans le tableau IV. Ainsi que nous l'avons déjà signalé dans le chapitre Matériel et Méthodes, nos numérations sont entachées d'une marge d'erreur importante. Toutefois, l'aspect général de l'épithélium confirme bien les résultats chiffrés obtenus et il semble que l'on puisse raisonnablement classer les Lépidosauriens étudiés ici en 6 groupes, correspondant à un développement croissant de l'épithélium olfactif.

I — Épithélium olfactif très réduit et probablement non fonctionnel.
Brookesia — *Acrochordus*.

If — Développement faible (% Co = 46 à 57. Co/Ct = 1,2 à 1,8).
Sphenodon (48,5 % et 1,40) — *Varanus* (53,1 % et 1,7) — Nombreux Iguanidae et Aganidae (46 à 57 % et 1,20 à 1,75).

fIf — Développement assez faible (% Co = 57,4 à 60. Co/Ct = 1,9 à 2,2).
Iguana — *Liolepis* — *Crotalus*.

IV — Développement moyen (% Co = 61 à 71. Co/Ct = 2,4 à 4).
Lialis — *Cordylus* — Teiidae — *Leiolopisma*, *Chalcides* — Anguidae — *Heloderma* — *Casarea* — Colubridae non fouisseurs — *Denisonia* — *Laticauda* — *Vipera*.

V — Développement important (% Co = 72 à 76. Co/Ct = 3,7 à 4,9).
Egernia — *Feylinia* — *Anniella* — *Gerrhosaurus* — Serpents fouisseurs.

VI — Développement très important (% Co = 77 à 83. Co/Ct = 5,1 à 7,9).
Gekkonidae — *Xantusia* — Lacertidae — Amphisbéniens.

Il existe une corrélation assez nette entre l'étendue de l'épithélium olfactif, compte tenu de la présence et du développement de la conque, et la proportion des cellules sensorielles. La seule excep-

Source MNHN, Paris

tion notable est représentée par *Sphenodon punctatus* dont l'épithélium olfactif est assez étendu, alors que sa structure suggère une faible réceptivité sensorielle. Il en est de même chez *Varanus salvator*, mais dans ce cas le cavum est de taille réduite, malgré la présence d'une conque assez volumineuse.

Epithélium respiratoire (Pl. III et IV).

La localisation et l'étendue de l'épithélium respiratoire sont, bien entendu, rigoureusement inverses de celles de l'épithélium olfactif et il est inutile de les préciser davantage. Notons cependant que, comme l'épithélium olfactif, l'épithélium respiratoire est toujours en contact avec l'épithélium vestibulaire. Sauf chez les Iguania, ce contact est généralement limité à une zone étroite située le plus souvent à l'angle ventro-latéral de l'extrémité rostrale du cavum.

L'épithélium respiratoire de *Varanus salvator*, constitué par une muqueuse malpighienne, est tout à fait particulier. Pour les autres Lépidosauriens, les variations de la composition de l'épithélium respiratoire sont relativement faibles et concernent surtout la proportion des différentes catégories cellulaires. Les cellules érythrophiles manquent chez le Sphénodon, tous les Anguimorpha à l'exception des Helodermatidae, les Amphisbéniens et tous les Serpents à l'exception des Viperidae. Elles sont rares chez les Agamidae, *Brookesia*, les Teiidae et les Viperinae, abondantes surtout au voisinage de l'épithélium olfactif chez les Scincoidea, les Helodermatidae et les Iguanidae, très abondantes et largement répandues chez les Gekkota, les Lacertidae et les Cordylidae. Habituellement, mucocytes et cellules érythrophiles d'une part, cellules ciliées d'autre part, sont en nombre égal et régulièrement alternés dans le cavum sensu-stricto, les cellules ciliées devenant souvent plus abondantes dans la fente et le sillon choanals. Toutefois, chez les Agamidae, les Amphisbéniens, *Typhlops braminus* et *Leptotyphlops*, les cellules ciliées dominent dans tout l'épithélium respiratoire. Dans les angles du cavum, surtout à sa partie rostrale, l'épithélium forme souvent des plis étroits. Ce phénomène est particulièrement net chez les Serpents et, chez *Sphenodon*, les Typhlopidae, les Leptotyphlopidae et les Acrochordidae, il se forme même de véritables cryptes muqueuses.

Les caractères essentiels de l'épithélium respiratoire, c'est-à-dire la juxtaposition de cellules muqueuses et de cellules ciliées, ont déjà été notés dans les premières descriptions mais, ceci mis à part, les données bibiographiques à ce sujet sont extrêmement pauvres. Toutefois Lemire et *al.* (1970) ont précisé les caractères histochimiques des cellules muqueuses et signalé la présence de cellules mucoséreuses (érythrophiles) dans la zone de transition avec l'épithélium olfactif chez *Uromastix acanthinurus*. En fait, d'un point de vue histologique, seules les cellules érythrophiles posent un problème intéressant. Leur ressemblance avec les cellules de soutien de l'épithélium olfactif est indéniable, mais dans de nombreux cas, notamment chez les Gekkota et les Iguania, les caractères histochimiques les en différencient nettement. Leur rôle éventuel est malheureusement purement hypothétique, d'autant plus que leur présence ou leur absence est liée à la position systématique et non au mode de vie.

Glandes de Bowman (Pl. II et III).

Le nombre absolu des glandes de Bowman dépend, d'une part de l'étendue de l'épithélium olfactif, d'autre part de leur densité. Bien que cette dernière puisse varier dans de notables proportions, c'est évidemment l'étendue de l'épithélium olfactif qui joue le rôle le plus important à cet égard. Les glandes de Bowman manquent chez *Brookesia*, *Chamaeleo* (Haas, 1937) et *Hydrophis* (Kathariner, 1900). Mais elles ont été signalées chez tous les autres Lépidosauriens étudiés à cet égard, y compris ceux dont l'épithélium olfactif est très réduit, comme les Iguanidae du type *Uma*, les Anolis et l'Hydrophiinae *Pelamis platurus*.

Les glandes de Bowman sont particulièrement larges chez *Sphenodon*, *Varanus* et *Acrochordus*. Elles sont toutefois très peu profondes dans les deux dernières espèces, parfois difficiles à distinguer de simples replis de l'épithélium olfactif. Parmi les autres Squamates, la taille varie beaucoup, mais elle est partiellement dépendante du volume de la tête, ce qui rend les comparaisons difficiles. Les

Source MNHN, Paris

glandes de Bowman paraissent généralement plus petites lorsque l'épithélium olfactif est peu étendu. De toute façon, il existe de notables différences d'une glande, d'un individu et d'une espèce à l'autre, différences liées sans doute pour une bonne part au stade du cycle fonctionnel des cellules. Il en est d'ailleurs de même pour l'abondance des grains de sécrétion.

Dans presque tous les cas, les cellules principales des glandes de Bowman sont de type séro-muqueux. Leur produit de sécrétion se présente sous la forme de grains bien individualisés et assez gros, APS-positifs, riches en protides et dépourvus de mucine acide. Chez 4 Serpents, *Casarea dussumieri*, *Natrix natrix*, *Natrix maura* et *Vipera aspis*, nous avons trouvé en outre, dans ce produit de sécrétion, une quantité faible mais notable de mucines acides. Oledzka-Slotwinska (1961) rapporte le même phénomène pour *Natrix natrix* et *Vipera berus*, les deux seuls Serpents qu'elle a examinés et conclut donc à une règle générale pour le groupe. Mais elle ne trouve pas de mucine acide dans les glandes de Bowman de *Lacerta muralis* et de *Anguis fragilis*.

Rapports avec la position systématique et le mode de vie.

Dans certains cas, les caractères morphologiques du cavum sont indiscutablement liés au mode de vie. Le phénomène le plus net est l'extrême réduction du cavum et de l'épithélium olfactif dans les groupes arboricoles ou aquatiques très spécialisés : Chamaeleonidae, Acrochordidae et Hydrophiinae. Toutefois, cette involution exige probablement une longue évolution, puisqu'elle est moins poussée chez les Anolis, à peine sensible chez *Laticauda* ou les Homalopsinae et ne se manifeste ni chez les Gekkonidae arboricoles, ni chez les Natricinae. La réduction ou la disparition de la conque chez les formes fouisseuses et également une règle très générale, mais cette réduction s'accompagne d'une plus grande étendue de l'épithélium olfactif et d'un pourcentage élevé de cellules sensorielles.

La structure du cavum dépend néanmoins dans une large mesure de la position systématique. C'est ainsi que tous les Iguania présentent une tendance plus ou moins accentuée à une réduction du cavum, de la conque et de l'épithélium olfactif. Les Iguanidae sont cependant assez hétérogènes de ce point de vue, les espèces du type « Dipsosaurus » de Stebbins (*Iguana*, *Sauromalus*, *Ctenosaura*, *Dipsosaurus*, *Crotaphytus*) ayant un cavum, une conque et un épithélium olfactif assez bien développés, alors que les espèces des types « *Anolis* » et « Uma » (*Uma*, *Uta*, *Phrynosoma*, *Sceloporus*, *Callisaurus*, *Hoolbrokia*) ont un Cavum réduit dépourvu de conque et un épithélium olfactif très peu développé. Dans cette famille, il n'existe apparemment aucun rapport entre le stade de la réduction du cavum et le mode de vie, à ceci près que l'involution de l'épithélium olfactif est peut-être moins accentuée chez les espèces végétariennes. Inversement, le cavum et l'épithélium olfactif sont très développés chez de nombreux Lacertiliens, par exemple les Gekkonidae, quel que soit semble-t-il leur mode de vie. La forme de la conque est souvent caractéristique d'une famille ou d'un infra-ordre, en dépit de sa tendance à la disparition chez les espèces fouisseuses ou aquatiques. En règle générale, les Serpents ont un épithélium olfactif très étendu et un pourcentage élevé de cellules sensorielles. Ce n'est pas le cas chez *Crotalus viridis* et *C. atrox* et si ce faible pourcentage des cellules olfactives était retrouvé chez d'autres Crotalinae, on devrait admettre qu'il s'agit d'un caractère propre à ce groupe, peut-être lié à l'existence d'un récepteur sensoriel particulier, les fossettes loréales.

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, *Sphenodon punctatus* et *Varanus salvator* représentent un cas particulier. Chez le premier, la grande taille du cavum et l'étendue importante de l'épithélium olfactif vont de pair avec un faible pourcentage des cellules sensorielles. Chez le second, on trouve également un épithélium olfactif étendu et ne comprenant qu'un faible pourcentage de cellules sensorielles, mais le cavum est nettement réduit. Ces caractères ont été observés chez deux individus, mais demanderaient à être confirmés pour d'autres espèces de Varans.

Bien entendu, les seules données morphologiques ne permettent pas de tirer des conclusions définitives sur l'utilisation et l'acuité de l'odorat sensu-stricto. Toutefois, à titre d'hypothèse de travail, il nous semble utile de schématiser l'interprétation que nous donnons aux résultats, en groupant les différentes espèces par ordre d'acuité olfactive croissante, en partant d'un niveau pratiquement nul.

1 — Chamaeleonidae — Acrochordidae — *Hydrophis*.

Source : MNHN, Paris

II — *Anolis, Uma* — Peut-être *Varanus* et *Pelamys*.

III — *Sphenodon* — Beaucoup d'Iguanidae et la plupart des Agamidae.

IV — *Iguana* (et sans doute les Iguanidae du type « *Dipsosaurus* ») — *Liolepis*.

V — Anguidae — Helodermatidae — *Dendrelaphis* — Homalopsinae — *Laticauda* — *Crotalus*.

VI — Gekkota — Scincomorpha — Anniella — Amphisbéniens — La majorité des Serpents terrestres et plus ou moins fouisseurs.

Peut-être serait-il possible de scinder en deux le groupe VI. Compte tenu de l'imprécision des mesures et dénombrements, ignorant aussi l'importance respective, d'un point de vue fonctionnel, de l'étendue de l'épithélium olfactif et du pourcentage des cellules sensorielles, nous ne nous y sommes pas hasardé.

CHOANES ET CONDUITS NASO-PHARYNGÉS

Anatomie.

Entre la forme la plus primitive, c'est-à-dire une choane ouverte sous la totalité du cavum et l'absence totale de conduit naso-pharyngé, et la forme la plus évoluée, à savoir un cavum clos ventralement et une choane s'ouvrant à l'extrémité postérieure d'un long canal naso-pharyngé, au-dessus de l'orifice de la trachée, il existe tous les intermédiaires. Ceux-ci ne se laissent malheureusement pas ranger en une progression linéaire et la liste ci-dessous rend bien compte de la diversité des structures réalisées. De plus, il est probable que certains Scincidae fouisseurs, que nous n'avons pas pu classer d'après les seules données bibliographiques, nécessiteraient des divisions supplémentaires.

I — Choane ouverte seulement sous le cavum. Aucune amorce de conduit naso-pharyngé.

a — Orifice choanal sous la totalité du plancher du cavum.
Sphenodon.

b — Orifice choanal sous les 2/3 du plancher du cavum [1].
Varanus.

II — Choane ouverte seulement sous la partie antérieure du cavum et prolongée postérieurement par une gouttière sous la partie caudale du cavum.

a — Orifice choanal sous les 3/4 antérieurs du cavum.
Agamidae.

b — Orifice choanal sous la 1/2 antérieure du cavum.
Iguanidae (sauf *Anolis*).

III — Choane ouverte seulement sous la partie postérieure du cavum et prolongée postérieurement par une très courte gouttière.

a — Orifice choanal sous les 3/4 ou la 1/2 postérieurs du cavum.
Teiidae [2] — Gekkonidae — *Brookesia* — Cordylidae.

b — Orifice choanal sous le 1/3 ou le 1/4 postérieurs du cavum.
Anolis — Lacertidae — Anguidae.

1. Par plancher du cavum, nous entendons seulement la partie située en arrière de l'organe de Jacobson.
2. Présence d'un « conduit respiratoire » à la partie inférieure du cavum, au-dessus de la fente choanale.

Source MNHN, Paris

IV — Choane ouverte sous la partie postérieure du cavum et sous un conduit naso-pharyngé nettement différencié, simple ou double.

a — Orifice choanal commençant entre le 1/4 et la 1/2 antérieurs du cavum, conduit naso-pharyngé simple.
Xantusia [1] — La majorité des Scincidae.

b — Orifice choanal commençant au 1/4 postérieur du cavum, conduit naso-pharyngé simple.
Chalcides mionecton [1].

c — Orifice choanal commençant au 1/3 ou au 1/4 postérieur du cavum, conduit naso-pharyngé double.
Feylinia — *Anniella* — Amphisbéniens.

V — Choanes ouvertes à l'extrémité toute postérieure du cavum et sous un conduit naso-pharyngé plus ou moins bifide.

a — Double conduit naso-pharyngé convergeant vers une choane unique et médiane.
Xenopeltis — *Lichanura*, *Casarea*.

b — Conduit naso-pharyngé en forme de M, largement ouvert ventralement.
Crotalus.

VI — Choane ouverte à l'extrémité postérieure d'un véritable canal naso-pharyngé, clos ventralement.

a — Canal naso-pharyngé simple sur toute sa longueur.
Eryx — *Boaedon* — *Denisonia*.

b — Canal naso-pharyngé double d'abord, simple ensuite.
Psammodynastes, *Coronella*, *Dendrelaphis*, *Natrix*, *Dasypeltis* — *Vipera*.

c — Canal naso-pharyngé double sur pratiquement toute sa longueur.
Typhlosaurus — Typhlopidae — Leptotyphlopidae — *Cylindrophis* — *Acrochordus* — *Calamaria*, *Storeria* — Homalopsinae — *Laticauda* — *Atractaspis*.

Les variations portent, d'une part sur les dimensions et l'emplacement de la fente choanale sous le cavum, d'autre part sur le développement progressif d'un conduit naso-pharyngé joignant l'extrémité caudo-ventrale du cavum à la zone du palais située au-dessus de l'orifice de la trachée.

En ce qui concerne le premier point, il semble que l'on puisse définir 4 grands groupes parmi les Lépidosauriens. Dans le premier (*Sphenodon*) il n'y a pas de réduction de la fente choanale, dans le second (Iguanidae, Agamidae et Varanidae), la réduction s'est faite à la fois sur la marge antérieure et sur la marge postérieure, dans le troisième (la majorité des autres Lacertiliens et les Amphisbéniens), la fusion n'intervient qu'au niveau de la marge antérieure et dans le quatrième (*Typhlosaurus* et Serpents) cette fusion antéro-postérieure est telle que les choanes sont repoussées en arrière du cavum.

Chez le Sphénodon, les Varanidae et, bien qu'à un moindre degré, les Helodermatidae, la fente choanale est assez large et presque verticale sur une coupe transversale. L'air, les liquides et même sans doute les particules alimentaires peuvent passer librement du cavum dans la cavité buccale, ou inversement. Lorsqu'un Héloderme lape un œuf, un peu de « jaune » apparaît régulièrement à l'orifice des narines externes, ce qui montre à quel point les liquides, même visqueux, peuvent envahir les fosses nasales. Chez tous les autres Lacertiliens, les marges médiales et latérales de la fente choanale se recouvrent plus ou moins, la marge médiale étant située dorsalement par rapport à la marge latérale. La fente choanale devient ainsi oblique et, surtout, une faible pression sur le plafond de la cavité buccale suffit pour la fermer. Si l'air passe encore librement du cavum dans la bouche, le chemin inverse

1. Extension médiale des marges choanales latérales, constituant ainsi une fente choanale impaire et médiane, sous un pseudo-conduit naso-pharyngé.

Source : MNHN, Paris

est pratiquement interdit aux particules alimentaires. Chez *Xantusia* et divers Scincidae (*Chalcides mionecton* dans notre matériel, *Ablepharus walbergi* et *Mabuia quinquetaeniatus*, d'après Malan, 1946 et Fuchs, 1908), l'extension des marges latérales de la fente choanale est telle que leurs extrémités s'affrontent ou même se croisent sur la ligne médiane. D'un point de vue fonctionnel, la séparation du cavum et du plafond buccal est à peu près assurée. Une autre structure particulière est l'isolement, chez les Teiidae, de la partie inférieure du cavum et de la fente choanale, transformées en une sorte de « conduit respiratoire » qui ne communique avec le reste du cavum qu'à son extrémité rostrale.

Chez le Sphénodon et les Varanidae, il n'y a aucune amorce de conduit naso-pharyngé. Chez les Cekkonidae, *Lialis*, *Anolis*, *Brookesia*, les Lacertoidea et les Anguidae, chaque choane se poursuit postérieurement par une très courte gouttière qui se fond dans une simple dépression palatine, elle même prolongée par un sillon inter-orbitaire plus ou moins marqué. Il en est de même chez les Iguanidae autres qu'*Anolis* et les Agamidae, à ceci près que la fente choanale n'atteignant pas la partie postérieure du cavum, la gouttière est un peu plus longue. Lorsque la gouttière s'allonge en arrière et tend à se fermer par affrontement de ses bords, un véritable conduit naso-pharyngé se trouve formé. Les deux conduits peuvent rester séparés, ou bien converger juste en arrière du cavum et ils débouchent alors dans le plafond buccal par une fente commune, impaire et médiane. Le premier cas est réalisé chez le Pygopodidae *Aprasia pulchella* (Underwood, 1957), le Scincidae *Acontias meleagris* (Malan, 1946), les Feyliniidae, les Anniellidae et les Amphisbéniens, le second chez *Xantusia*, la plupart des Scincidae et quelques Serpents (*Xenopeltis*, *Lichanura*, *Casarea* et *Crotalus*). Dans cette dernière espèce la gouttière naso-pharyngée, bien que profonde, reste assez largement ouverte ventralement. Enfin, chez la plupart des Serpents et au moins un Scincoidea (*Typhlosaurus vermis*, Malan, 1946), le conduit naso-pharyngé se transforme en un véritable canal clos ventralement. Celui-ci peut être simple sur toute sa longueur, ou bien double d'abord et simple ensuite, ou bien encore double sur pratiquement toute sa longueur.

Chez les Lacertiliens et les Amphisbéniens, le conduit naso-pharyngé n'atteint jamais le niveau de l'orifice de la trachée, la glotte étant située à la partie postérieure de la tête. En conséquence, même lorsque le conduit naso-pharyngé est fonctionnel, l'air inspiré doit suivre un assez long trajet dans la cavité buccale. Il n'en est pas de même chez les Serpents où la trachée débouche sur le plancher buccal au niveau des yeux ou même un peu en avant. Sur des coupes transversales de l'ensemble de la tête, on voit souvent la glotte encastrée dans la dépression du palais où aboutissent les conduits naso-pharyngés. Au moins lorsque la bouche est fermée, il existe ainsi des voies respiratoires continues et isolées entre les narines externes et les poumons.

Histologie (Pl. IV).

Les caractères histologiques de l'épithélium de la fente choanale et de la gouttière ou du conduit naso-pharyngé sont fondamentalement les mêmes que ceux de l'épithélium respiratoire du cavum sensu stricto. Toutefois les cellules érythrophiles n'atteignent la fente choanale ou le conduit naso-pharyngé que lorsqu'elles sont très abondantes dans le cavum et leur nombre diminue rapidement. D'autre part, les cellules ciliées sont toujours plus nombreuses dans la fente choanale, alors que les cellules muqueuses restent abondantes dans le conduit naso-pharyngé.

Rapports avec la position systématique et le mode de vie.

Même dans notre matériel, le développement et la forme du conduit naso-pharyngé sont indiscutablement en rapport avec le mode de vie et ce phénomène est encore plus net si l'on prend en considération les données bibliographiques. Parmi les Lacertiliens, les espèces fouisseuses ont toujours des conduits naso-pharyngés plus développés que les espèces non fouisseuses appartenant à des genres ou à des familles voisines. C'est le cas de *Aprasia pulchella* (Underwood, 1957) comparée à *Lialis burtonis*, de *Anniella* comparée à *Anguis*. Cette corrélation est connue depuis longtemps chez les Scincoidea

Source : MNHN, Paris

(Goppert, 1903 ; Fuchs, 1908 ; Haas, 1935 ; Malan, 1946) ; l'examen de *Feylinia* ne fait que le confirmer. Le problème se présente un peu différemment chez les Serpents qui, tous, possèdent un conduit naso-pharyngé bien différencié. On constate qu'un canal naso-pharyngé double sur toute sa longueur est réservé aux espèces fouisseuses ou aquatiques. C'est malheureusement la seule indication nette. Les deux autres types voisins, c'est-à-dire un canal naso-pharyngé double d'abord, simple ensuite, ou simple sur toute sa longueur, sont fréquents parmi les Colubroidea terrestres, mais se rencontrent aussi chez *Eryx johni*, un Boidae fouisseur. Enfin, un conduit naso-pharyngé ouvert ventralement existe chez trois Booidea semi-fouisseurs (*Xenopeltis*, *Lichanura* et *Casarea*) ainsi que deux Crotalinae terrestres (*Crotalus viridis* et *C. atrox*) ; si les trois premières espèces présentent de nombreux points communs, les deux dernières en sont fort éloignées, tant d'un point de vue systématique qu'écologique.

CANAL LACRYMAL ET SILLON CHOANAL

Anatomie.

Les variations de la structure du canal lacrymal et du sillon choanal sont tout aussi importantes que celles du conduit naso-pharyngé et également difficiles à systématiser. La classification adoptée dans le tableau ci-dessous, qui résume nos observations, est donc en bonne partie arbitraire.

I — Canal lachrymal ouvert dans le cavum, sur la marge ventro-latérale de la fente choanale. Pas de sillon choanal.
Sphenodon.

II — Canal lacrymal ouvert dans le cavum, sur la marge ventro-latérale de la fente choanale et jusqu'à proximité de l'orifice de l'organe de Jacobson. De ce fait plus ou moins confondu avec le sillon choanal.

a — Canal lacrymal encore assez bien individualisé au fond du sillon commun.
Agamidae.

b — Canal lacrymal vraiment confondu avec le sillon choanal.
Iguana, *Chalarodon* — *Brookesia* — *Lacertidae* — Cordylidae — Scincidae (sauf *Chalcides*).

IIf — Canal lacrymal ouvert dans le cavum, sur la marge ventro-latérale de la fente choanale, puis refermé et débouchant à l'extrémité toute rostrale d'un sillon choanal peu marqué.
Teiidae — Anguidae — Anniellidae.

fV — Canal lacrymal ouvert sur la moitié rostrale du sillon choanal.
La plupart des Gekkonidae.

V — Canal lacrymal débouchant au milieu d'un « sillon choanal » transformé en un tube clos.
Anolis.

VI — Canal lacrymal débouchant à l'extrémité rostrale du sillon choanal, à proximité de l'orifice du conduit de l'organe de Jacobson.
Hoplodactylus — *Lialis* — *Uta*, *Uma*, *Phrynosoma.*

VIf — Canal lacrymal débouchant à la base du conduit de l'organe de Jacobson, les deux orifices étant confondus, ou à des niveaux variables dans ce conduit (Serpents et *Xantusia*).
Xantusia — *Chalcides* — *Feylinia* — Amphisbéniens — Serpents.

Source MNHN, Paris

VIII — Double canal lacrymal (parfois communiquant en un point), débouchant l'un dans le cavum, l'autre à proximité de l'orifice de l'organe de Jacobson. Pas de sillon choanal.
Helodermatidae — Varanidae.

La présence d'un double canal lacrymal semble commune à tous les Varanidae (Mertens, 1942 ; Bellairs, 1949 ; Bellairs et Boyd, 1950). Il en est de même chez *Lanthanotus* (McDowell et Bogert, 1954) et, comme nous l'avons vu, chez *Heloderma*.

Pour le reste, les rapports entre le canal lacrymal et le sillon choanal doivent être envisagés en même temps que la structure du palais, problème complexe dont la discussion sortirait du cadre de cet article. Nous renvoyons pour celà aux travaux de Malan (1946) et surtout de Bellairs et Boyd (1950) qui ont étudiés un matériel très important y compris, pour les deux derniers auteurs, des séries d'embryons. Notons simplement que notre interprétation confirme celle de Bellairs et Boyd en ce qui concerne le canal lachrymal de *Xantusia* et de *Varanus*, que Malan assimile à un simple sillon choanal fermé, comme chez les Anolis.

Histologie (Pl. IV).

L'épithélium qui tapisse l'extrémité orale du canal lacrymal et le sillon choanal est du même type que celui de la fente choanale. Toutefois, les cellules érythrophiles y sont plus rares encore et les cellules ciliées dominent très largement. Les caractères bistologiques du reste du canal lacrymal seront étudiés dans un autre travail, en même temps que ceux des glandes orbitaires.

ORGANE DE JACOBSON

Anatomie.

D'un point de vue anatomique, nos données confirment simplement ce qui était déjà connu à ce sujet. La taille de l'organe de Jacobson varie, chez les Lépidosauriens adultes, depuis l'absence complète jusqu'à un développement très important, peu inférieur à celui du cavum sensu-stricto chez certaines espèces. Mais, sauf chez *Sphenodon punctatus* et dans les cas d'atrophie marquée, la structure de l'organe de Jacobson est très constante. Les résultats obtenus sur notre matériel peuvent être résumés de la façon suivante :

I — Organe de Jacobson de structure tubulaire et de petite taille.
Sphenodon.

II — Organe de Jacobson absent, au moins chez l'adulte.
Brookesia.

III — Organe de Jacobson de petite taille, avec une éminence fungiforme absente ou très peu développée.
Anolis.

IV — Organe de Jacobson d'assez petite taille,

a — Orienté plus ou moins obliquement, avec un épithélium « dorsal » en position médiale ou dorso-médiale.
Chalarodon, Uma — Agamidae.

b — D'orientation normale.
Uta, Phrynosoma.

Source MNHN, Paris

V — Organe de Jacobson modérément développé.
Iguana — Cordylidae — *Casarea*.

VI — Organe de Jacobson bien développé.
Gekkota — *Ameiva* — Scincoidea — *Crotalus*.

VII — Organe de Jacobson très développé.
Lacertidae — *Cnemidophorus* — Anguimorpha — La plupart des Serpents.

Comme celà a déjà été noté, il existe une assez bonne corrélation entre la taille relative de l'organe de Jacobson et le développement du nerf vomëro-nasal (Crosby et Humphrey, 1939 ; Bellairs, 1942 ; Armstrong et *al.*, 1953 ; Parsons, 1959 a).

De nombreuses données bibliographiques permettent de compléter largement ce tableau. L'organe de Jacobson est absent ou vestigial chez la plupart des Chamaeleonidae (Malan, 1946 ; Haas, 1947 ; Bellairs et Boyd, 1947), très réduit et dépourvu d'éminence fungiforme chez *Microsaura pumilia* (Malan, 1946), divers *Anolis* (Pratt, 1948) et quelques Agamidae arboricoles de Ceylan (*Ceratophora*, *Otocryptis* et *Copophis*, Eckart, 1922), d'assez petite taille chez *Calotes versicolor* (Eckart, 1922) et de nombreux Iguanidae (Stebbins, 1948). Pour les autres catégories, les comparaisons avec notre tableau sont plus difficiles, mais il n'existe pas de désaccord notable.

Histologie (Pl. V à VII).

Épithélium sensoriel.

Comme pour l'épithélium olfactif, les caractères histologiques généraux de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson présentent une assez grande uniformité. En dehors de quelques cas particuliers, les principales différences spécifiques portent sur la pénétration des capillaires dans l'épithélium et la formation consécutive de « colonnes », sur la présence ou l'absence de produit de sécrétion figuré à la partie apicale des cellules de soutien et sur la proportion des différentes catégories cellulaires.

Il existe toujours de nombreux capillaires dans le chorion et, très généralement, beaucoup d'entre eux dépriment légèrement la membrane basale de l'épithélium sensoriel. Les Iguania s'en tiennent à ce stade. Chez le Sphénodon, les Gekkota, Scincoidea, Anguioidea et Amphisbèniens, il n'est pas rare que quelques capillaires, toujours entourés par une expansion de la basale, pénètrent plus ou moins profondément dans l'épithélium. Chez les Lacertoidea et les Varanidae, il existe une nappe assez lâche de capillaires circulant entre les noyaux des cellules de soutien et la couche épaisse des péricaryones des cellules sensorielles. Enfin, chez les Serpents, des expansions de la basale découpent l'épithélium sensoriel en colonnes tronconiques régulières ; ces expansions conjonctives s'avancent jusqu'au tiers ou à la moitié basale de l'épithélium chez les Typhlopidae, les Leptotyphlopidae, *Cylindrophis* et *Casarea*, jusqu'aux deux tiers chez *Xenopeltis* et *Lichanura*, jusqu'aux quatre cinquièmes ou plus chez les autres Serpents. Dans ces derniers cas, un réseau dense de capillaires sépare de façon caractéristique la couche des noyaux des cellules de soutien des péricaryones sensoriels. On voit donc que les capillaires peuvent pénétrer dans l'épithélium sensoriel sans que ce phénomène s'accompagne obligatoirement de la formation de véritables « colonnes », bien que l'inverse ne soit pas vrai.

Les cellules de soutien de l'épithélium ventral de l'organe de Jacobson ressemblent beaucoup à leurs homologues de l'épithélium olfactif, mais le plus souvent on n'y trouve pas de produit de sécrétion figuré. Quelques exceptions à cette règle suggèrent cependant qu'il s'agit bien de cellules sécrétrices et que le produit est excrété au fur et à mesure de sa formation — ou tout au moins avant que les granulations aient atteint une taille permettant de les repérer en microscopie photonique. Ce produit de sécrétion n'est relativement abondant que chez *Egernia*, *Anguis* et *Anniella*, mais on en décèle encore des quantités notables chez *Tarentola*, *Chalarodon*, *Physignatus*, *Ameiva*, *Ophisaurus*, *Gerrhonotus*, *Leptotyphlaps*, *Cylindrophis*, *Morelia*, *Oligodon*, *Boaedon*, *Psammodynastes*, *Storeria* et *Vipera*,

Source MNHN, Paris

c'est-à-dire dans des familles très variées. Dans la plupart des cas, il s'agit sans doute de variations individuelles traduisant l'existence d'un cycle sécrétoire. Toutefois, la présence constante de produit de sécrétion figuré chez tous les Anguidae et Anniellidae étudiés ici est probablement un caractère spécifique. Dans tous les cas que nous avons observés, ce produit de sécrétion est APS-positif, assez riche en protides et dépourvu de mucine acide. Par ce dernier caractère, il diffère donc nettement du produit de sécrétion des cellules de soutien de l'épithélium olfactif et se rapproche, au contraire, de celui des glandes de Bowman.

Les cellules sensorielles de l'organe de Jacobson se distinguent essentiellement des cellules olfactives par l'absence de ciliature apicale, cette dernière étant apparemment remplacée par des microvillosités longues de plusieurs μ. Ces microvillosités ont été observées au microscope électronique par Bannister (1968) chez *Anguis fragilis*, par Altner et Müller (1968) et Altner et *al.* (1970) chez *Lacerta sicula* et *Natrix natrix*. Dans notre matériel, la comparaison avec ces espèces où la présence de microvillosités est certaine, montre que ces formations existent probablement chez tous les Lépidosauriens pourvus d'un organe de Jacobson normalement développé. Les cellules sensorielles de l'organe de Jacobson diffèrent cependant des cellules olfactives par d'autres caractères. Leurs noyaux sont toujours un peu plus petits, plus régulièrement sphériques et davantage rapprochés les uns des autres. En outre, le cytoplasme des pericaryones est légèrement APS-positif, ce qui n'est pas le cas dans les cellules olfactives.

D'un point de vue fonctionnel, les variations du pourcentage des différentes catégories cellulaires de l'épithélium sensoriel présentent un intérêt tout particulier. A notre connaissance, les seules données qui existent à ce sujet pour les Lépidosauriens sont dues à Altner et *al.* (1970) qui, aussi bien en microscopie électronique que par le simple décompte des noyaux en microscopie photonique, constatent un rapport de 7/1 entre les cellules sensorielles et les cellules de soutien dans l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson de *Lacerta sicula*. En prenant en considération, comme pour l'épithélium olfactif, le pourcentage des cellules sensorielles par rapport au total des éléments de l'épithélium (% Cs) et le rapport cellules sensorielles/cellules de soutien (Cs/Ct), les espèces étudiées ici forment 6 groupes correspondant à un développement croissant de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson.

I — % Cs = 23,5. Cs/Ct = 0,4.
Sphenodon.

II — % Cs = 47,4. Cs/Ct = 1,2.
Anolis.

III — % Cs = 50,7 à 60,1. Cs/Ct = 1,5 à 2,2.
Agamidae.

IV — % Cs = 64,4 à 65,2. Cs/Ct = 2,4 à 2,5.
Chalarodon, Uma, Phrynosoma.

V — % Cs = 74 à 82,6. Cs/Ct = 4,4 à 8,3.
Gekkota — *Iguana* — Lacertidae — Cordylidae — Scincidae — *Casarea* — *Crotalus.*

VI — % Cs = 83,3 à 92. Cs/Ct = 7,6 à 16,6.
Teiidae — Anguidae — *Varanus* — Amphisbéniens — La majorité des Serpents.

La coupure entre les deux derniers groupes est quelque peu arbitraire et, en réalité, il n'y a guère de différence entre quelques Gekkonidae ou *Gerrhosaurus*, qui appartiennent au groupe V, et *Anguis* ou *Anniella*, rangés dans le groupe VI. Pourtant, dans l'ensemble, les Anguioidea ont un organe de Jacobson nettement plus développé que les Gekkonidae ou les Cordylidae.

Chez les Squamates, il existe une corrélation assez stricte entre l'étendue de l'épithélium sensoriel (elle-même liée à la taille de l'organe) et la proportion des cellules sensorielles. Il n'en est pas de même en ce qui concerne le Sphénodon, chez qui un très faible pourcentage de cellules sensorielles va de pair avec une étendue non négligeable de l'épithélium dorsal. D'après l'ensemble des caractères

Source : MNHN, Paris

histologiques, nous pensons que l'organe de Jacobson des Anolis n'est peut-être pas fonctionnel, alors que celui du Sphénodon l'est très probablement.

Épithélium ventral et zone de transition.

Chez la plupart des Squamates, la structure de l'épithélium cilié ventral qui recouvre l'éminence fungiforme est conforme au type général qui a été décrit au premier chapitre. Les cellules basales, dépourvues de produit de sécrétion et occupées en majeure partie par un noyau assez volumineux, forment une couche presque continue et bien individualisée. Les cellules glandulaires ciliées, reliées à la membrane basale par de minces prolongements, ont des noyaux ovoïdes centraux régulièrement rangés au-dessus des noyaux des cellules basales, d'où l'aspect nettement pseudo-stratifié de l'épithélium. Il existe souvent des vacuoles dans la région supra-nucléaire, mais le produit de sécrétion figuré est toujours peu abondant et parfois complètement absent. Lorsqu'il existe en quantité notable, ce produit se présente sous la forme de granulations de taille très variable, cyanophiles, fortement APS-positives, assez riches en protides et en une mucine plus ou moins acide. La ciliature apicale est toujours très nette. Chez les Gekkonidae, *Lialis*, *Iguana* et *Chalarodon*, des cellules muco-séreuses non ciliées sont intercalées en petit nombre parmi les cellules ciliées de l'épithélium ventral. Ces dernières, chez les Gekkonidae, contiennent une quantité souvent importante de produit de sécrétion. Enfin, ainsi que nous l'avons vu, l'épithélium ventral de l'organe de Jacobson de *Sphenodon punctatus* est tout à fait particulier et constitué, outre de rares et très petites cellules basales classiques, par des cellules ciliées non sécrétrices et par des cellules muco-séreuses non ciliées, moins nombreuses que les précédentes. Les cellules glandulaires ciliées, si caractéristiques de l'épithélium ventral des Squamates, n'existent donc pas.

L'épithélium sensoriel et l'épithélium cilié ventral peuvent être directement en contact dans les angles de la région rostro-latérale. Mais le plus souvent et surtout dans la région médio-caudale de l'organe et au voisinage du canal, ils sont séparés par une bande étroite tapissée par des cellules muco-séreuses prismatiques, à noyaux basaux. Très généralement, l'extrémité apicale de ces cellules est remplie par des grains de sécrétion qui présentent les mêmes caractères histochimiques que ceux des cellules ciliées, mais sont beaucoup plus fins et réguliers. L'acidité des mucines peut toutefois être différente. Chez *Tarentola* et *Coleonyx*, ces cellules muco-séreuses sont remplacées par de grands mucocytes, mélangés à des cellules glandulaires ciliées. Chez les Iguania, l'épithélium cilié ventral recouvre largement les angles, où apparaissent cependant également des cellules muco-séreuses. Enfin, chez le Sphénodon, l'épithélium sensoriel dorsal et l'épithélium cilié ventral sont directement en contact dans les angles du tube aplati qu'est l'organe de Jacobson de cette espèce.

Le canal qui joint l'organe de Jacobson à la cavité buccale est généralement tapissé, dans sa partie ventrale par un épithélium stratifié de même nature que celui du plafond buccal, mais évidemment beaucoup moins haut et, dans sa partie dorsale par des cellules muco-séreuses identiques à celles qui recouvrent les angles de l'organe de Jacobson, le passage de l'un à l'autre type de revêtement étant d'ailleurs très progressif. Toutefois, le canal est entièrement épidermoïde chez *Xantusia* et les Anolis et en majeure partie épidermoïde chez les Scincomorpha. Il n'y a jamais de cellule ciliée dans le canal proprement dit, bien qu'on puisse en trouver à ses deux extrémités.

Rapports avec la position systématique et le mode de vie.

Comme pour l'épithélium olfactif, les Iguania présentent une forte tendance à la régression de l'organe de Jacobson et cette tendance est particulièrement accentuée chez les formes arboricoles telles que les Caméléons et les Anolis. Parmi les autres Lacertiliens, il n'y a pas de variation importante liée à la position systématique ou au mode de vie, bien qu'il existe des différences notables d'une espèce à l'autre au sein d'une même famille, notamment en ce qui concerne le pourcentage des cellules sensorielles. Et ces différences ne sont certainement pas toutes liées à l'imprécision des dénombrements. Le pourcentage élevé des cellules sensorielles chez les Anguimorpha semble correspondre à une tendance

Source : MNHN, Paris

constante du groupe ; il en est de même chez les Amphisbéniens et les Serpents. Ce sont ces derniers qui, parmi tous les Vertébrés, possèdent l'organe voméro-nasal le plus développé. Là encore, la plupart des différences interspécifiques que nous avons observées sont difficiles à interpréter. Le pourcentage des cellules sensorielles paraît cependant un peu inférieur à la moyenne chez les Homalopsinae et la plupart des Booidea fouisseurs à l'exception de *Cylindrophis*. Seul le moindre développement de l'organe de Jacobson de *Casarea* et de *Crotalus* est net et déjà appréciable macroscopiquement. Il y a peu à dire du premier, Boidae peu connu, probablement plus ou moins fouisseur et très isolé d'un point de vue systématique. En ce qui concerne *Crotalus*, la notable régression de l'organe de Jacobson, d'ailleurs parallèle à celle de l'épithélium olfactif, demanderait à être confirmée chez d'autres espèces, mais est peut être un caractère particulier à l'ensemble des Crotalinae.

Assez curieusement, alors que le rôle de l'organe de Jacobson en tant qu'organe sensoriel de type olfactif est universellement admis, son mode de fonctionnement reste en bonne partie hypothétique. Bellairs et Boyd (1950) ont longuement évoqué ce problème et les différents moyens permettant aux particules odorantes d'entrer en contact avec l'épithélium sensoriel. Trois méthodes peuvent être utilisées, étant entendu que les cellules ciliées de l'épithélium ventral assurent aisément la diffusion, sur tout l'épithélium sensoriel, des liquides et des particules solides. La première consiste en l'insertion des pointes de la langue dans le canal de l'organe de Jacobson ; le comportement des Serpents et des Varans plaide en faveur de cette hypothèse mais, pour des raisons anatomiques, elle ne peut être envisagée pour les autres Lépidosauriens. En second lieu, le revêtement cilié du sillon choanal peut servir à concentrer les particules, dissoutes ou non, près de l'orifice du canal ; toutefois, celui-ci étant dépourvu de cellules ciliées, l'ascension des fluides dans la lumière de l'organe nécessite apparemment un autre mécanisme. On a pensé à un effet de pompe qui, alternativement, aspirerait et rejeterait les liquides rassemblés à proximité de l'orifice inférieur du canal. Cet effet peut être obtenu, soit par une légère déformation de l'ensemble de l'organe — certainement réalisée lors de la déglutition des proies, mais dont le mécanisme en d'autres circonstances est purement hypothétique — soit par une variation de la pression sanguine dans le chorion ventral richement vascularisé. Celui-ci n'a pas la structure d'un véritable tissu érectile, la présence de nombreux vaisseaux et capillaires sanguins, parfois même de véritables sinus, au sein d'un tissu conjonctif principalement constitué de fibres collagènes, évoquant plutôt l'aspect d'un coussinet élastique ; mais de faibles variations de volume ne sont pas exclues et elles suffiraient probablement à assurer l'effet de pompe, du fait du très faible diamètre du canal. Nos données n'apportent pas d'argument définitif en faveur de l'une ou de l'autre de ces hypothèses. Elles sont sont d'ailleurs plus complémentaires qu'opposées et il est probable que l'importance respective des différents moyens mis en œuvre varie selon les espèces.

DÉVELOPPEMENT RESPECTIF DES RÉCEPTEURS CHIMIQUES DU CAVUM ET DE L'ORGANE DE JACOBSON

La comparaison entre le développement de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson et celui de l'épithélium olfactif proprement dit ne manque pas d'intérêt et montre que, si les variations vont souvent dans le même sens, ce n'est nullement une règle générale (Saint Girons, 1975). En prenant comme critère le rapport entre le pourcentage des cellules sensorielles de l'organe de Jacobson et le pourcentage des cellules olfactives dans l'épithélium olfactif (% Cs/% Co), nous obtenons les résultats suivants :

I — Sens chimiques des fosses nasales complètement atrophiés (pas d'organe de Jacobson et épithélium olfactif dépourvu de glande de Bowman et de cil sensoriel).

Chamaeleonidae.

Source : MNHN, Paris

II — Sens chimiques peu développés (*Sphenodon*) ou plus ou moins atrophiés (divers Lacertiliens).

a — Pourcentage de cellules sensorielles inférieur dans l'organe de Jacobson (% Cs/% Co = 0,48).

Sphenodon.

b — Pourcentage de cellules sensorielles plus ou moins égal dans les deux organes (% Cs/% Co = 0,90 à 1,27).

Anolis — La plupart des Agamidae.

c — Pourcentage de cellules sensorielles nettement supérieur dans l'organe de Jacobson (% Cs/% Co = 1,13 à 1,27.)

Iguanidae autres qu'*Anolis* — *Physignatus*.

III — Sens chimiques bien ou très bien développés.

a — Pourcentage de cellules sensorielles à peu près égal dans les deux organes (% Cs/% Co = 0,95 à 1,07).

Gekkonidae — *Xantusia* — Lacertidae — Amphisbéniens.

b — Pourcentage de cellules sensorielles légèrement supérieur dans l'organe de Jacobson (% Cs/% Co = 1,06 à 1,19).

Lialis — *Gerrhosaurus* — Scincidae — *Anniella* — *Typhlops* — *Xenopeltis* — *Eryx* — *Casarea* — *Oligodon*.

c — Pourcentage de cellules sensorielles nettement supérieur dans l'organe de Jacobson (% Cs/% Co = 1,21 à 1,35, jusqu'à 1,45 chez *Crotalus*).

Cordylus — Teiidae — Anguidae — *Cylindrophis* — Tous les Colubroidea non fouisseurs de notre matériel.

IV — Sens chimiques très inégalement développés. Pourcentage de cellules sensorielles très supérieur dans l'organe de Jacobson (% Cs/% Co supérieur à 1,50).

a — Épithélium olfactif encore étendu.

Varanus.

b — Épithélium olfactif de surface très réduite.

Acrochordidae — Probablement *Microcephalophis*, ainsi que *Hydrophis* et *Pelamys* d'après Kathariner (1900).

Le plus souvent, le pourcentage des cellules sensorielles est plus grand dans l'organe de Jacobson, ce qui est sans doute lié au fait que l'épithélium de cet organe ne peut pas, pour des raisons anatomiques, augmenter sa surface comme le fait l'épithélium olfactif dans le cavum. La principale exception à cette règle est le Sphénodon chez qui, justement, l'organe de Jacobson est tubulaire.

De ce fait, un pourcentage comparable des cellules sensorielles dans les deux organes correspond en réalité, soit à une involution plus poussée de l'organe de Jacobson (*Anolis* et la plupart des Agamidae), soit à un développement très important de l'épithélium olfactif (Gekkonidae, *Xantusia*, Lacertidae, Amphisbéniens et, à un moindre degré, les représentants du groupe III *b*). Un pourcentage nettement supérieur des cellules sensorielles dans l'organe de Jacobson correspond, chez les Squamates, à un développement comparable des deux organes, développement qui peut être également faible (la plupart des Iguanidae et *Physignatus*), ou également important (groupe III *c*). Enfin, chez *Varanus* et, de façon beaucoup plus accentuée encore, chez les Serpents aquatiques très spécialisés (Acrochordidae et Hydrophiinae), une réduction plus ou moins poussée de l'épithélium olfactif va de pair avec un très grand développement de l'organe de Jacobson.

La tendance à la régression des sens chimiques est évidente parmi tous les Iguania ; elle est particulièrement forte dans les groupes arboricoles et peut aller jusqu'à l'atrophie complète des deux organes. Chez les Anolis et la plupart des Agamidae, cette régression frappe davantage l'organe de Jacobson que l'épithélium olfactif. Un développement important des sens chimiques, mais portant surtout sur l'épithélium olfactif, se manifeste chez de nombreuses familles dont les représentants mènent

Source : MNHN, Paris

un mode de vie très varié, depuis des Gekkonidae arboricoles jusqu'aux Amphisbéniens fouisseurs, en passant par une majorité de formes terrestres classiques. Chez les Anguioidea et les Serpents, c'est l'organe de Jacobson qui tend à être le plus développé, sauf parmi les formes fouisseuses où l'épithélium olfactif est, lui aussi, particulièrement étendu et pourvu d'un pourcentage très élevé de cellules sensorielles. Enfin, la régression de l'épithélium olfactif seul, chez les Serpents aquatiques spécialisés, est apparemment lié au mode de vie.

Ce dernier phénomène mérite une plus ample discussion, car l'influence du mode de vie n'est sans doute pas aussi simple qu'on pourrait le croire. Des Serpents semi-aquatiques, tels que *Natrix maura* qui chasse presqu'exclusivement dans l'eau et dont les narines se sont déjà légèrement rapprochées de la partie supérieure du museau, ont des fosses nasales apparemment identiques à celles de leurs congénères terrestres. Chez les Homalopsinae et *Laticauda*, espèces déjà beaucoup plus spécialisées (présence de narines valvulaires situées au-dessus du museau et réduction des plaques ventrales pour les premiers, queue fortement aplatie latéralement pour le second), les modifications des fosses nasales sont encore faibles : le cavum, dépourvu de conque et de cul de sac caudal, est un peu moins développé, mais l'épithélium olfactif reste très étendu et le pourcentage des cellules sensorielles y est élevé. Le tableau change assez brusquement avec les Acrochordidae et les Hydrophiinae. Les fosses nasales sont transformées en un simple tube, au moins chez les premiers, l'épithélium olfactif est très réduit et probablement non fonctionnel. Or, chez toutes ces espèces, l'organe de Jacobson ne subit aucune modification, pas plus dans le sens d'une réduction que d'une hypertrophie compensatrice. On peut déduire de ces faits que l'épithélium olfactif est inutile, mais nullement gênant, chez les espèces strictement aquatiques, tandis que l'organe de Jacobson reste tout aussi nécessaire que chez les espèces terrestres, probablement pour la reconnaissance des proies et du conjoint. D'autre part, la réduction de l'épithélium olfactif demande apparemment beaucoup plus de temps que l'apparition de modifications morphologiques telles que le déplacement des narines, la réduction des plaques ventrales, l'aplatissement de la queue, etc... Le stade de régression de l'épithélium olfactif représente donc sans doute un bon critère pour apprécier l'ancienneté de la vie aquatique. Dans cette optique, on peut admettre que les Acrochordidae sont spécialisés depuis au moins aussi longtemps que les Hydrophiinae, ce qui n'est pas le cas de *Laticauda*. L'étude comparée des différents genres d'Hydrophiidae permettrait peut-être de déceler plusieurs stades de régression de l'épithélium olfactif, correspondant à des lignées ayant adopté la vie aquatique à des époques différentes, et ceci avec plus de précision que par l'examen de la morphologie externe. En effet, des caractères morphologiques externes de type adaptatifs, tels que ceux qui ont déjà été évoqués, dépendent trop de la niche écologique adoptée pour représenter un bon critère d'ancienneté, encore que leur étude soit des plus intéressante à d'autres point de vue.

Ainsi que nous l'avons déjà dit, les Varanidae mériteraient de nouvelles recherches. Chez nos deux exemplaires de *Varanus salvator*, un jeune et un subadulte, l'épithélium olfactif présente d'indiscutables signes de régression (faible pourcentage de cellules olfactives, rareté et parfois absence des cils sensoriels, présence de mucocytes, etc...), en même temps qu'un organe de Jacobson bien développé. Cette espèce est, certes, partiellement semi-aquatique, mais à un bien moindre degré que les Homalopsinae ou même *Natrix maura*, puisqu'elle chasse autant à terre que dans l'eau et manifeste même des tendances arboricoles. Compte tenu de ce que nous avons constaté chez les Serpents, il est impossible qu'une spécialisation aussi peu accentuée ait entraîné de telles modifications. Si cette régression de l'épithélium olfactif était constatée chez d'autres Varanidae, il faudrait envisager l'hypothèse selon laquelle il s'agit là d'une survivance d'un caractère ancien, provenant d'ancêtres aquatiques revenus secondairement à la vie terrestre.

Source : MNHN, Paris

GLANDE NASALE EXTERNE

Anatomie.

La glande nasale externe occupe fondamentalement la même situation chez tous les Lépidosauriens — c'est-à-dire la face dorso-latérale du cavum — mais l'extension éventuelle du vestibule, la forme et le développement de la conque, influent évidemment sur sa situation exacte. Le niveau où le conduit excréteur sort de la glande dépend surtout des dimensions du vestibule. Lorsque celui-ci est court, le conduit excréteur est situé à la partie rostrale de la glande. Au fur et à mesure que le vestibule s'allonge, le trajet extra-glandulaire du conduit excréteur se raccourcit, puis il migre vers la partie centrale de la glande et enfin, chez les Iguanidae du type *Uma*, il en sort au niveau de son quart caudal. Rappelons que dans notre matériel, nous n'avons jamais trouvé qu'un seul conduit excréteur, y compris chez *Uma* et *Iguana* où Stebbins (1948) et Pratt (1948) en trouvent deux.

Comme pour le cavum, il est très difficile d'apprécier exactement le volume relatif de la glande nasale ; aussi, dans le tableau IV, nous sommes-nous contenté d'une appréciation assez grossière de son développement, noté de 1 (très faible) à 4 (très grand). Parmi les espèces dépourvues de segment strié, le développement de la glande nasale externe est très faible chez *Sphenodon*, les Agamidae, les Chamaeleonidae, les Anguidae, les Boidae, *Acrochordus* et *Crotalus*, moyen (2 à 3) chez les Gekkonidae, *Lialis*, les Scincomorpha, *Anniella*, *Heloderma*, *Varanus*, les Amphisbéniens, les Typhlopidae, les Leptotyphlopidae et la plupart des Colubroidea, grand chez certains de ces derniers (*Calamaria*, *Denisonia*, *Atractaspis*), ainsi que *Cylindrophis* et surtout *Xenopeltis*. Parmi les espèces pourvues de segments striés, le développement de la glande nasale externe est assez étroitement lié à celui de ces segments. Ce phénomène est particulièrement net chez les Anolis, les Agamidae et les Scincidae, mais sera discuté ultérieurement. Rappelons enfin que la glande nasale externe manque chez *Microcephalophis* et aussi, d'après Kathariner (1900) chez *Pelamis platurus*. Bien que peu développée, elle est cependant présente chez *Hydrophis hardwickii*, un autre Hydrophiinae.

Histologie (Pl. VIII à X).

Ainsi que nous l'avons vu, la composition cellulaire de la glande nasale externe est assez variable, puisqu'on peut y trouver une, deux, ou même exceptionnellement trois catégories de cellules glandulaires classiques, ainsi que des cellules « striées ». Nos données peuvent être résumées de la façon suivante :

I — Cellules glandulaires classiques.

a — Une seule catégorie cellulaire.

— Muco-séreuse chez *Iguana*, *Chalarodon*, *Brookesia*, les Anguidae, *Anniella* et *Leptotyphlops*.

— Séro-muqueuse chez *Xantusia*, la plupart des Iguanidae et les Agamidae.

b — Deux catégories cellulaires.

— Muqueuse et Muco-séreuse chez *Sphenodon* et la plupart des Boidae.

— Muco-séreuses toutes les deux chez la plupart des Gekkonidae et *Casarea*.

— Séro-muqueuse et Muco-séreuse chez les Cordylidae, les Scincidae, *Heloderma*, *Varanus*, les Amphisbéniens et les Colubroidea.

— Séreuse et Muco-séreuse chez les Lacertidae.

— Séreuse et Séro-muqueuse chez *Coleonyx*, *Lialis* et *Xenopeltis*.

c — Cas particuliers.

— Présence d'un lobule pourvu d'une troisième catégorie cellulaire (Muco-séreuse) chez *Denisonia*.

Source : MNHN, Paris

— Présence de mucocytes éparpillés dans le conduit excréteur de *Natrix* et de *Crotalus*.

— Type de sécrétion assez particulier dans les cellules du fond des tubes des Gekkonidae, où les protides coexistent avec une petite quantité de mucines acides, en l'absence probable de mucoprotéines.

II — Segments striés.

Présence :

Gekkonidae : 1 espèce sur 5 — Xantusiidae : 2 espèces sur 2 — Iguanidae : 9 espèces sur 9 — Agamidae : 2 espèces sur 4 : — Lacertidae : 2 espèces sur 2 — Cordylidae : 1 espèce sur 2 — Teiidae : 2 espèces sur 2 — Scincidae : 6 espèces sur 7 — Amphisbéniens : 1 espèce sur 2.

Volume approximatif, par rapport au volume total des tubes.

1/5 à 1/4 chez *Coleonyx*, *Anolis evermanni*, *A. stratulus*, *Trogonophis*.

1/3 à 1/2 chez *Amphibolurus*, *Anolis pulchellus*, *Gerrhosaurus*, les Teiidae, *Lygosoma*, *Ablepharus*.

1/2 à 2/3 chez *Uta*, *Anolis cristatellus*, *Liolepis*, les Lacertidae, *Leiolopisma*.

3/4 chez *Uma*, *Phrynosoma*, *Chalarodon* et *Chalcides*.

Plusieurs études récentes ont démontré l'existence, soit de segments striés, soit d'une sécrétion de chlorure de sodium et de potassium au niveau des narines, chez de nombreux Lacertiliens : les Iguanidae *Amblyrhynchus cristatus* (Schmidt-Nielsen et Fange, 1958 ; Dunson, 1969), *Conolophus subcristatus* (Dunson, 1969), *Dipsosaurus dorsalis* (Philpott et Templeton, 1964 ; Crowe et *al.*, 1970), *Sauromalus hispidus*, *S. varius* et *S. obesus* (Norris et Dawson, 1964 ; Crowe et *al.*, 1970), *Iguana iguana* (Schmidt-Nielsen et *al.*, 1963), *Ctenosaura pectinata* (Templeton, 1967), les Agamidae *Uromastix acanthinurus* (Schmidt-Nielsen et *al.*, 1963 ; Grenot, 1968 ; Lemire et *al.*, 1970 ; Lennep et Komnick, 1970), *Agama mutabilis* (Lemire et Grenot, 1974), les Lacertidae *Lacertaviridis* (Gerzelli et De Piccis Polver, 1970), *Acanthodactylus schreibersi*, *A. scutellatus*, *A. pardalis* et *A. boskianus* (Dudevani, 1970), les Scincidae *Trachydosaurus rugosus* (Braysher, 1971) et *Eumeces skiltonianus* (Minnich, d'après Braysher, 1971), et le Varanidae *Varanus gouldii* (Green, 1969). Parmi les espèces étudiées, seul l'Agamidae *Amphibolurus ornatus* manque de « glande à sel » nasale (Bradshaw et Schoemaker, 1967). Ces données complètent donc nos résultats pour plusieurs familles et il semble que la glande nasale externe puisse participer à l'excrétion des électrolytes chez 15 ou 16 espèces d'Iguanidae sur 16, 4 espèces d'Agamidae sur 7, 7 espèces de Lacertidae sur 7 (dont 5 représentants du genre *Acanthodactylus*), 8 espèces de Scincidae sur 9 et 1 espèce de Varanidae sur 2.

En ce qui concerne les cellules glandulaires classiques, quelques remarques générales s'imposent, à savoir :

— Le faible développement de la glande va souvent de pair avec la présence d'une quantité importante de mucines acides dans les cellules.

— Comme d'autres glandes céphaliques, la glande nasale externe des Iguanidae et des Agamidae est fréquemment dépourvue de mucines acides.

— Lorsqu'il y a deux catégories cellulaires, les cellules qui occupent le fond des tubes (C1) sont toujours les plus riches en protides et les plus pauvres en mucines acides, sauf chez le Sphénodon où les cellules du fond des tubes sont muqueuses, cas unique chez les Lépidosauriens. Les deux catégories cellulaires peuvent être plus ou moins mélangées dans une zone de transition. Souvent (chez les Lacertidae, les Cordylidae, beaucoup de Scincidae, les Amphisbéniens et *Cylindrophis*) les deux catégories cellulaires sont plus ou moins régulièrement alternées dans la majeure partie de la glande ; les cellules C2 sont alors comprimées entre les cellules C1. En l'absence de segment strié, les cellules C2 restent néanmoins seules dans le conduit excréteur. Enfin, un grand développement de la glande en l'absence de segment strié correspond généralement à une augmentation du pourcentage des cellules C1 et inversement.

En étudiant le tableau IV on voit qu'il n'existe pas de rapport entre le nombre et la nature des

Source : MNHN, Paris

cellules glandulaires classiques, d'une part, la présence ou le développement des segments striés, d'autre part. Ces derniers peuvent être accompagnés d'un ou de deux catégories cellulaires glandulaires, de natures variées. Toutefois, bien que le développement de la glande soit assez étroitement lié à celui des segments striés, ceux-ci ne s'ajoutent pas simplement aux segments glandulaires classiques, ils les remplacent en partie. Malgré l'absence de mesures précises, il semble que la longueur des tubes reste à peu près constante, l'augmentation du volume de la glande étant principalement due à ce que les segments striés sont beaucoup plus larges que les segments glandulaires classiques. A la limite, ces derniers peuvent être réduits à quelques groupes de cellules à l'extrême fond des tubes.

Ces constatations posent évidemment le problème de l'origine des cellules striées. S'agit-il d'une catégorie cellulaire particulière, ou bien de la transformation de l'une des cellules glandulaires ? En l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de répondre à ces questions. Remarquons simplement que la présence de cellules striées dans des familles très variées, mais chez certaines espèces seulement, ne plaide pas en faveur d'une origine entièrement distincte. D'autre part, si les cellules striées représentent un état fonctionnel particulier de l'une des cellules glandulaires classiques, ce sont les cellules C2 qui, du fait de leur localisation, pourraient prétendre être à l'origine des cellules striées.

La microscopie photonique ne permet pas de bien connaître la structure des cellules striées. Celles-ci n'avaient été examinées en microscopie électronique que chez trois espèces herbivores de régions désertiques, les Iguanidae *Dipsosaurus dorsalis* (Philpott et Templeton, 1964 ; Ellis et Goertmiller, 1974) et *Sauromalus obesus* (Barnitt, 1972), l'Agamidae *Uromastix acanthinurus* (Van Lennep et Komnick, 1970). Aussi avons-nous jugé utile d'étudier l'infra-structure de la glande nasale externe d'une espèce insectivore de région tempérée à segments striées bien développés, *Lacerta muralis*, et d'une espèce à segments striés très réduits, *Trogonophis wiegmanni* (Saint Girons et Joly, 1975). La structure des cellules striées est fondamentalement la même chez ces 5 espèces. Curieusement, c'est chez *Lacerta muralis* que l'augmentation de la surface absorbante des membranes cellulaires est la plus grande, tandis que de ce point de vue *Trogonophis* paraît assez voisin de *Uromastix*. Mais, chez les trois Iguania herbivores et désertiques, l'étendue des segments striés est considérable (les quatre cinquièmes ou plus du volume total des tubes), alors qu'ils ne représentent qu'environ la moitié du volume des tubes chez *Lacerta* et entre le cinquième et le quart chez *Trogonophis*.

Rapports avec la position systématique et le mode de vie.

Parmi les espèces dépourvues de segment strié, le développement de la glande nasale externe dépend pour une bonne part de la position systématique. C'est apparemment le cas de son faible développement chez le Sphénodon, les Anguidae et surtout les Boidae, peut-être aussi chez les Crotalinae si ce phénomène se trouvait confirmé pour d'autres espèces. L'influence du mode de vie n'est pas très net. Toutefois, chez les Serpents, la vie aquatique semble liée à une régression de la glande. Le phénomène ne se manifeste pas chez *Natrix maura*, mais est déjà sensible chez les Homalopsinae, plus encore chez *Laticauda* et surtout *Acrochordus*. Les Hydrophiinae *Microcephalophis gracilis* et, d'après Kathariner (1900) *Pelamis platurus*, manquent complètement de glande nasale externe, celle-ci étant présente mais très petite chez *Hydrophis hardwickii*. Inversement, la glande est souvent plus développée chez les espèces plus ou moins fouisseuses. C'est le cas de *Anniella* comparée aux Anguidae, de *Cylindrophis*, *Xenopeltis*, *Calamaria* et *Atractaspis* comparés à d'autres Serpents. Mais cette tendance est moins nette que la précédente et sujette à des exceptions. Par exemple, *Denisonia signata*, un Elapidae terrestre, a une glande nasale très développée, alors que celle de *Eryx johni*, Boidae fouisseur, l'est fort peu. Il est malheureusement très difficile d'utiliser à cet égard les données bibliographiques, l'appréciation du développement relatif d'un organe étant déjà délicate sur son propre matériel.

Ainsi que nous l'avons dit, le développement de la glande nasale externe est assez étroitement lié à celui des segments striés chez les espèces qui en possèdent. Ceci n'a d'ailleurs rien d'étonnant puisque, pour une même longueur de tube, le volume des segments striés est le double ou le triple de celui des segments glandulaires classiques. Cette règle n'est cependant valable que dans le cadre de chaque

Source : MNHN, Paris

famille et, par exemple, la glande nasale externe des Iguanidae à segments striés très développés n'est pas, relativement, plus volumineuse que celle de nombreux Serpents.

La présence de segments striés et/ou l'existence d'une sécrétion de chlorures au niveau des narines, sont partiellement liées à la position systématique. Ces caractères sont presque certainement absents chez tous les Serpents et probablement aussi chez les Chamaeleonidae, les Anguidae, Anniellidae et Helodermatidae. Les segments striés sont rares chez les Gekkonidae, assez fréquents chez les Agamidae, très fréquents chez les Lacertidae et les Scincidae et peut-être constants (bien que plus ou moins développés) chez les Iguanidae. Pour les autres groupes, les espèces étudiées sont trop peu nombreuses pour donner une idée de la fréquence des segments striés, mais leur présence a été notée chez 1 Cordylidae sur 2, 2 Teiidae sur 2, 1 Varanidae sur 2 et 1 Amphisbénien sur 2.

Dans le cadre de chaque famille, la présence et le développement des segments striés, ou bien le taux d'excrétion des électrolytes au niveau de la narine, dépendent dans une certaine mesure du mode de vie. En général, le rôle de « glande à sel » est d'autant plus développé que l'espèce vit dans des régions plus arides. Par exemple, le seul Gekkonidae pourvu de segments striés (*Coleonyx variegatus*) est une forme désertique, tandis que parmi les Iguanidae les genres *Iguana* et *Anolis*, essentiellement répartis dans les forêts intertropicales humides, ont des segments striés beaucoup moins développés que les espèces du Sud-Ouest des États Unis. Mais cette règle est loin d'être absolue. *Amphibolurus reticulatus*, Agamidae vivant dans des zones arides d'Australie centrale, est dépourvu de segments striés, alors que ceux-ci sont volumineux chez *Liolepis belliana*, espèce de zone tropical humide. Il est également possible que les espèces végétariennes, nombreuses parmi les Iguanidae et les Agamidae, aient tendance à posséder des glandes à sel plus actives que les formes insectivores sympatriques. Lemire et Grenot (1974) attribuent à cette cause la différence de développement des segments striés de *Uromastix acanthinurus* et *Agama mutabilis*, deux Agamidae désertiques vivant dans le même milieu mais dont le régime alimentaire diffère nettement. Toutefois, nos propres observations ne confirment pas cette hypothèse. Rappelons enfin que l'excrétion extra-rénale des électrolytes est un phénomène connu depuis longtemps chez les Reptiles marins. La glande nasale de l'Iguane marin des Galapagos, *Amblyrhynchus cristatus*, est particulièrement active à cet égard ; chez les Tortues marines, c'est une glande orbitaire qui joue ce rôle, chez les Serpents marins la glande sub-linguale postérieure (Dunson et Taub, 1967 ; Taub et Dunson, 1967 ; Dunson, 1968, 1973). Le produit de sécrétion de la glande à sel est principalement composé de sodium chez les Tortues de mer et les Serpents marins, où le rapport Na/K varie de 20 à 30, alors que ce rapport se situe entre 5 et 10 chez *Amblyrhynchus cristatus* et est voisin de l'unité chez les Lacertiliens terrestres (Na/K = 0,2 à 5).

Il est également possible que le développement des segments striés de la glande nasale externe, ou le taux d'excrétion des électrolytes, dépendent dans une certaine mesure de l'intensité et de la durée des sollicitations de l'osmorégulation auxquelles est soumis l'animal. Ce phénomène, bien connu chez le Canard (Ellis et *al.*, 1963) pourrait expliquer les résultats différents obtenus par Bentley (1959) et Shoemaker et *al.* (1966) d'une part, Braysher (1971) d'autre part, chez le Scincidae australien *Trachydosaurus* (= *Tuliqua*) *rugosus*. Dans ce cas particulier, il est d'ailleurs également possible que les populations occidentales et orientales de ce Lézard réagissent différemment aux mêmes stimuli.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

STRUCTURE DES FOSSES NASALES DANS LES DIFFÉRENTES FAMILLES

Rhynchocéphales.

Vestibule court, cavum assez vaste et pourvu d'une conque saillante, choanes ouvertes sous la totalité du cavum. Organe de Jacobson tubulaire débouchant dans le cavum, ainsi que le canal lachrymal. Épithélium sensoriel étendu dans le cavum et l'organe de Jacobson, mais faible pourcentage de cellules sensorielles ; pas de cellules sécrétrices ciliées dans l'épithélium ventral de l'organe de Jacobson. Glande nasale externe très peu développée, présence d'une petite glande nasale médiale, les deux principalement muqueuses.

Lacertiliens.

L'organe de Jacobson est situé plus près de l'extrémité antérieure du museau que des globes oculaires. Pour le reste, la structure des fosses nasales est extrêmement variable.

Gekkonidae et Lialis.

Vestibule modérément long, cavum volumineux pourvu d'une conque saillante et aplatie, choanes ouvertes sous les deux tiers postérieurs du plancher du cavum, canal lacrymal débouchant dans la moitié antérieure du sillon choanal. Épithélium olfactif assez étendu et à pourcentage élevé de cellules sensorielles, organe de Jacobson modérément développé. Glande nasale externe de taille moyenne, constituée de deux catégories cellulaires muco-séreuses (séreuses et séro-muqueuses chez *Lialis*) et rarement pourvue de segments striés.

Xantusia.

Vestibule et cavum comme les Gekkonidae, marges latérales des choanes se rejoignant sur la ligne médiane, canal lacrymal débouchant dans le conduit de l'organe de Jacobson. Épithélium olfactif et organe de Jacobson comme les Gekkonidae. Cellules séro-muqueuses et gros segments striés dans la glande nasale externe.

Iguanidae.

Variations importantes à l'intérieur de la famille, mais tendance plus ou moins forte à l'allongement du vestibule, à la réduction du cavum et de la conque, à l'involution de l'épithélium olfactif et de l'organe de Jacobson. Choanes ouvertes sous la moitié antérieure du cavum (le quart postérieur chez les Anolis), canal lacrymal variable. Cellules séro-muqueuses au fond des tubes et segments striés généralement très développés dans la glande nasale externe.

Agamidae.

Comme les Iguanidae, mais variabilité moindre, choanes ouvertes sous les trois quarts antérieurs

Source MNHN, Paris

du cavum, canal lacrymal ouvert sur toute la longueur du sillon cb oanal et segments striés moins fréquents dans la glande nasale externe.

Chamaeleonidae.

Vestibule variable, souvent volumineux, cavum réduit et dépouvu de conque, choanes ouvertes sous les deux tiers postérieurs du cavum, canal lacrymal confondu avec le sillon choanal. Épitbélium olfactif très réduit et sans glande de Bowman, organe de Jacobson généralement absent. Glande nasale externe très petite, constituée par des cellules muco-séreuses et sans segment strié.

Lacertidae.

Vestibule court, cavum volumineux avec une grande conque massive, cboanes ouvertes sous le tiers postérieur du cavum, canal lacrymal confondu avec le sillon cboanal. Épitbélium olfactif et organe de Jacobson bien développés. Glande nasale externe assez grande, avec des cellules séreuses, des cellules muco-séreuses et des segments striés.

Cordylidae.

Comme les Lacertidae, mais cellules séro-muqueuses et muco-séreuses dans la glande nasale externe et segments striés non ou modérément développés.

Teiidae.

Comme les Lacertidae, mais partie inférieure du cavum séparée de la partie supérieure, canal lacrymal ouvert dans le cavum, puis refermé et débouchant à l'extrémité rostrale d'un sillon choanal peu marqué. Segments striés moins développés et une seule autre catégorie cellulaire, séro-muqueuse, dans la glande nasale externe.

Scincoidea.

Comme les Lacertidae le plus souvent, mais choanes se poursuivant en arrière du cavum sous une profonde gouttière naso-pharyngée médiane et développement variable des segments striés de la glande nasale externe. En outre, chez les espèces fouisseuses, le canal lacrymal peut déboucber près de la base du conduit de l'organe de Jacobson, les marges latérales des choanes se rejoignent souvent sur la ligne médiane, le conduit naso-pharyngé devient double et tend à se refermer ventralement.

Anguidae.

Vestibule court, cavum volumineux avec une grande conque massive, choanes ouvertes sous le tiers postérieur du cavum, canal lacrymal comme chez les Teiidae. Épithélium olfactif et organe de Jacobson bien développés. Glande nasale externe petite, avec une seule catégorie cellulaire muco-séreuse et pas de segment strié.

Anniellidae.

Comme Anguidae, mais conque moins saillante, épitbélium olfactif un peu plus développé et cboanes se continuant sous une double gouttière naso-pharyngée.

Helodermatidae.

Anatomie à préciser. Cavum volumineux, conque massive, épithélium olfactif bien développé, deux canaux lacrymaux. Organe de Jacobson non étudié.

Varanidae.

Vestibule long, épithélium respiratoire particulier recouvrant également une partie du vesti-

Source : MNHN, Paris

bule. Cavum court, avec une conque proéminente mais non pédiculisée. Choanes ouvertes sous les deux tiers antérieurs du cavum, deux canaux lacrymaux communiquant par un point. Épithélium olfactif assez étendu mais à faible pourcentage de cellules sensorielles, organe de Jacobson très développé. Glande nasale externe pourvue de cellules séro-muqueuses et muco-séreuses, pas de segment strié chez *Varanus salvator*.

Amphisbéniens.

Organe de Jacobson situé comme chez les Lézards. Vestibule variable, cavum volumineux, conque non pédiculisée. Choanes ouvertes sous le quart postérieur du cavum et sous une double gouttière naso-pharyngée ; canal lacrymal débouchant à la base du conduit de l'organe de Jacobson. Épithélium olfactif très développé, organe de Jacobson bien développé. Cellules séro-muqueuses et muco-séreuses dans la glande nasale externe, pourvue éventuellement de petits segments striés.

Serpents.

Chez tous les Serpents le vestibule est très court, l'organe de Jacobson situé nettement plus en arrière du museau que chez les Lacertiliens et les conduits naso-pharyngés plus ou moins bien différenciés. Le canal lacrymal débouche directement dans le conduit de l'organe de Jacobson. Sauf de très rares exceptions, ce dernier est particulièrement développé. La glande nasale externe est dépourvue de segment strié.

Typhlopidae.

Cavum assez allongé, avec une conque non pédiculisée ou absente. Choanes s'ouvrant à l'extrémité de deux longs tubes naso-pharyngés. Épithélium olfactif très bien développé. Dans la glande nasale, de taille moyenne, cellules séro-muqueuses et muqueuses.

Leptotyphlopidae.

Cavum assez allongé et dépourvu de conque, choanes s'ouvrant à l'extrémité de deux longs tubes naso-pharyngés. Épithélium olfactif étendu mais à pourcentage de cellules sensorielles peu élevé. Une seule catégorie cellulaire, muco-séreuse, dans la glande nasale externe de taille moyenne.

Cylindrophis.

Cavum volumineux, pourvu d'une conque de taille moyenne, à mince attache ventro-latérale, deux tubes naso-pharyngés. Épithélium olfactif très bien développé. Cellules dégranulées et cellules muco-séreuses dans la glande nasale externe de grande taille.

Xenopeltidae.

Cavum volumineux, presqu'entièrement occupé par une très grosse conque à large attache latérale. Conduit naso-pharyngé double, mais ouvert sur toute sa longueur sur une choane impaire et médiane. Épithélium olfactif très bien développé. Cellules séreuses et séro-muqueuses dans la glande nasale externe de très grande taille.

Boidae.

Cavum de taille moyenne, pourvu en arrière de l'organe de Jacobson d'une conque assez saillante et légèrement aplatie, à mince attache ventro-latérale. Conduits naso-pharyngés comme chez *Xenopeltis*, ou canal simple et clos ventralement. Épithélium olfactif bien développé. Glande nasale petite,

Source MNHN, Paris

constituée par des cellules muqueuses et muco-séreuses. Chez *Casarea*, la conque nettement plus étendue rappelle celle des Gekkonidae, l'organe de Jacobson est relativement peu développé pour un Serpent et les deux catégories cellulaires de la glande nasale externe sont muco-séreuses.

Acrochordidae.

Fosses nasales réduites à deux simples tubes cylindriques assez étroits. Épithélium olfactif extrêmement réduit, mais organe de Jacobson très développé. Glande nasale externe très petite, avec des cellules séro-muqueuses et muco-séreuses.

Colubridae, Elapidae, Laticauda, Viperinae.

Normalement, cavum de taille moyenne, pourvu d'une petite conque cylindrique, à mince attache ventro-latérale, située au niveau ou en arrière de l'organe de Jacobson [conque absente ou réduite à une simple saillie longitudinale chez les espèces aquatiques (Homalopsinae et *Laticauda*), ou fouisseuses (*Calamaria* et *Atractaspis*)]. Canal naso-pharyngé simple ou double. Épithélium olfactif bien développé. Glande nasale externe de taille moyenne (grande chez *Denisonia* et *Atractaspis*), avec des cellules séro-muqueuses et muco-séreuses (plus de mucocytes chez *Natrix* et une deuxième catégorie muco-séreuse chez *Denisonia*).

Crotalus.

Cavum comme les Colubridae, mais conduits naso-pharyngés ouverts ventralement sur une large choane impaire et médiane. Épithélium olfactif et organe de Jacobson peu développés pour un Serpent terrestre. Glande nasale externe petite, avec des cellules dégranulées, des cellules muco-séreuses et des mucocytes éparpillés.

Hydrophiinae (en majeure partie d'après Katbariner, 1900).

Vestibule situé au niveau de l'organe de Jacobson, cavum réduit, deux tubes naso-pharyngés. Épithélium olfactif réduit, parfois autant que chez les Acrochordidae. Organe de Jacobson très bien développé. Glande nasale externe absente ou très petite.

INFLUENCES DU MODE DE VIE ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La structure des fosses nasales n'est connue que chez un trop petit nombre d'espèces pour que l'influence du mode de vie apparaisse toujours nettement. Les données dont nous disposons à cet égard peuvent être résumées de la façon suivante :

Arboricoles.

Au moins chez les Iguania, tendance à la réduction de la taille du cavum, avec disparition de la conque, et à la régression accentuée des sens chimiques : épithélium olfactif et organe de Jacobson. Ces tendances ne se manifestent pas chez les Gekkonidae, mais seraient à vérifier chez les Colubridae arboricoles spécialisés.

Aquatiques.

Chez les Serpents spécialisés, tendance à la transformation des fosses nasales en deux simples tubes cylindriques de diamètre réduit, à une réduction accentuée de l'épithélium olfactif et à la disparition de la glande nasale externe, l'organe de Jacobson restant très bien développé. La glande nasale

Source : MNHN, Paris

externe ne participe pas à l'excrétion extra-rénale des électrolytes chez les Serpents marins, non plus que les glandes orbitaires.

Fouisseurs.

Tendance générale à la disparition de la conque sans diminution de la taille du cavum, à un plus grand développement de l'épithélium olfactif et à la différenciation de conduits naso-pharyngés isolant plus ou moins les voies respiratoires de la cavité buccale. Pas d'influence sur l'organe de Jacobson.

Vie dans les milieux arides.

Chez les Lacertiliens, tendances irrégulières à l'allongement du vestibule, à l'épaississement du manchon érectile qui entoure ce dernier et au développement des segments striés de la glande nasale externe.

Alimentation.

D'ordinaire, pas de rapport entre le régime et la structure des fosses nasales. Toutefois, chez les Iguania, il existe une tendance a une moindre réduction de l'épithélium olfactif chez les espèces végétariennes.

Dans l'ensemble, les modifications des fosses nasales en fonction du mode de vie n'apparaissent que dans les familles ou sous-familles très spécialisées, dont la morphologie externe a déjà été profondément modifiée. Manifestement, les fosses nasales correspondent à un caractère assez conservateur, qui ne se modifie que très lentement. Ce fait peut être utilisé lors de recherches d'ordre phylogénique à un niveau systématique moyen, de la sous-famille à l'infra-ordre. Les observations faites sur *Varanus salvator* et deux représentants du genre *Crotalus* demandent à être confirmées chez d'autres espèces, mais pourraient suggérer que les Varanidae descendent d'ancêtres aquatiques, revenus secondairement à un habitat terrestre et que le développement des fossettes sensorielles loréales chez les Crotalinae s'accompagne d'une réduction notable des sens chimiques.

Source MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Adams (C. W. M.), 1956. — A stricter interpretation of the ferric ferricyanide reaction with special reference to the demonstration of protein-bound sulphydrye and disulphide groups. *J. Histoch. Cythoch.*, **4**, 23-35.

Altner (H.) et Müller (W.), 1968. — Elektrophysiologische und elektronenmikropische Untersuchungen an der Riechschleimhaut des Jacobsonschen Organs von Eidechsen (*Lacerta*). *Z. vergl. Physiol.*, **60**, 151-155.

Altner (H.), Müller (W.) et Brachner (I.), 1970. — The ultrastructure of the vomero-nasal organ in Reptilia. *Z. Zellforsch.*, **105**, 107-122.

Armstrong (J. A.), Gamble (H. J.) et Goldby (F.), 1953. — Observations on the olfactory apparatus and the telencephalon of *Anolis*, a microsmatic lizard. *J. Anat.*, **87**, 288-307.

Bannister (L. H.), 1968. — Fine structure of the sensory endings in the vomero-nasal organ of the slow-worm *Anguis fragilis*. *Nature, Lond.*, **217**, 275-276.

Barnitt (A. E.), 1972. — The effects of hyperkalemic stress on the cytology, histology and histochemistry of the nasal salt gland of the lizard *Sauromalus obesus* (Baird). *Dissertation abstracts*, **33**, 960-B.

Barrnett (R. J.) et Seligman (A. M.), 1952. — Histochemical demonstration of protein-bound sulfhydryl groups. *Science*, **116**, 323-327.

Bellairs (A. d'A.), 1942. — Observations on Jacobson's organ and its innervation in *Vipera berus*. *J. Anat.*, **76**, 167-177.

Bellairs (A. d'A.), 1949. — Observations on the snout of *Varanus*, and a comparison with that of other lizards and snakes. *J. Anat.*, **83**, 116-146.

Bellairs (A. d'A.) et Boyd (J. D.), 1950. — The lachrymal apparatus in lizards and snakes. II. The anterior part of the lachrymal duct and its relationship with the palate and with the nasal and vomeronasal organs. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **120**, 269-310.

Bentley (P. J.), 1959. — Studies on the water and electrolyte metaholism of the lizard *Trachydosaurus rugosus* (Gray). *J. Physiol.*, **145**, 37-47.

Born (G.), 1879. — Die Nasenhöhlen und der Tbränennasengang der amnioten Wirbelthiere. I. *Morph. Jb.*, **5**, 62-140.

Bradshaw (S. D.) et Shoemaker (V. H.), 1967. — Aspects of water and electrolyte changes in a field population of *Amphibolurus* lizard. *Comp. Biochem. Physiol.*, **20**, 855-865.

Braysher (M.), 1971. — The structure and function of the nasal salt gland from the australian sleepy lizard *Trachydosaurus* (formerly *Tiliqua*) *rugosus* : family Scincidae. *Physiol. Zool.*, **44**, 129-136.

Broom (R.), 1906. — On the organ of Jacobson in *Sphenodon*. *J. Linn. Soc., Zool.*, **29**, 414-420.

Cordier (R.), 1964. — Sensory cells. In « The Cell », J. Brachet et A. E. Mirsky, Vol. 6, pp. 313-386. Academic Press, New York and London.

Crosby (E. C.) et Humphrey (T.), 1939 a. — A comparison of the olfactory and the accessory olfactory bulbs in certain representative vertebrates. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, **24**, 95-104.

Crosby (E. C.) et Humphrey (T.), 1939 b. — Studies of the vertebrate telencephalon. I. The nuclear configuration of the olfactory and accessory olfactory formations and of the nucleus olfactorius auterior of certain reptiles, birds, and mammals. *J. comp. Neurol.*, **71**, 121-213.

Crowe (J. H.), Nagy (K. A.) et Francis (C.), 1970. — Structure of lizard salt gland. *Amer. Zool.*, **10**, 556 (Abstr.).

Duhevani (I.), 1970. — The anatomy and histology of the nasal cavities and the nasal salt gland in four species of fringed-toed lizards, *Acanthodactylus* (Lacertidae). *J. Morpho*, **137**, 353-364.

Source : MNHN, Paris

DUNSON (W. A.), 1968. — Salt gland secretion in the pelagic sea snake *Pelamis*. *Am. J. Physiol.*, **215**, 1512-1517.

DUNSON (W. A.), 1969. — Electrolyte excretion by the salt gland of the Galapagos marine iguana. *Am. J. Physiol.*, **216**, 995-1002.

DUNSON (W. A.) et TAUB (A. M.), 1967. — Extrarenal salt excretion in sea snakes (*Laticauda*). *Am. J. Physiol.*, **213**, 975-982.

DUNSON (W. A.) et DUNSON (M. K.), 1973. — Convergent evolution of subliugual salt gland in the marine file snake and the true sea anakes. J. comp. Physiol., **86**, 193-208.

ECKART (H.), 1922. — Das Geruchsorgan einiger ceylonischer Eidechsen (Agamiden). (Fauna et Anatomie ceylonica, Bd. II, nº 1). *Jena Z. Naturw.*, **58**, 271-318.

ELLIS (R. A.) et GOERTEMILLER (C. C.), 1974. — Cytological effects of salt-stress and localization of transport adenosine triphosphatase in the lateral nasal glands of the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Anat. Rec.*, **180**, 285-298.

ELLIS (R. A.), GOERTEMILLER (C. C.), DELELLIS (R. A.) et KABLOTSKY (Y. H.), 1963. — The effect of a salt water regimen on the development of the salt gland of domestic ducklings. *Dev. Biol.*, **8**, 286-308.

FISCHER (E.), 1900. — Beiträge zur Kenntniss der Nasenhöle und des Thränennasenganges der Amphisbaeniden. *Arch. mikrosk. Anat. Entw Mech.*, **55**, 441-478.

FUCHS (H.), 1908. — Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen hei den Wirbeltieren. Zweite Mitteilung. Über das Muddach der Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen, Krokodile und Säuger und den Zusammenhang zwischen Mund- und Nasenhöhle bei diesen Tieren. *Z. Morph. Anthrop.*, **11**, 153-248.

GABE (M.), 1947. — Sur l'emploi du picrate de vert de méthyle pour la différenciation de la coloration d'Altmann. *Bull. Hist. appl.*, **24**, 5-8.

GABE (M.), 1953. — Quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. *Bull. Micro. appl.*, **3**, 152-161.

GABE (M.) et MARTOJA (M.), 1957. — Une coloration trichrome en un temps sans différenciation. *Bull. Micro. appl.*, **7**, 50-53.

GABE (M.) et SAINT GIRONS (H.), 1964. — Contribution à l'histologie de *Sphenodon punctatus* Gray. Éditions du CNRS, Paris.

GABE (M.) et SAINT GIRONS (H.), 1967. — Données histologiques sur le tégument et les glandes épidermoïdes céphaliques des Lépidosauriens. *Acat Anat.*, **67**, 571-594.

GABE (M.) et SAINT GIRONS (H.), 1969. — Données histologiques sur les glandes salivaires des Lépidosauriens. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, A, **58**, 1-113.

GABE (M.) et SAINT GIRONS (H.), 1971. — Polymorphisme des glandes nasales externes des Sauriens. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **272**, 1275-1278.

GABE (M.) et SAINT GIRONS (H.), 1973. — Contribution à l'histologie des glandes nasales externes de *Sphenodon punctatus* Gray (Reptilia, Rhunchocephalia). *Acta. Anat.*, **84**, 452-464.

GERZELI (G.) et DE PICEIS POLVER (P), 1970. — The lateral nasal gland of *Lacerta viridis* under different experimental conditions. Monitore Zool. ital., **4**, 191-200.

GÖPPERT (E.), 1903. — Die Bedeutung der Zunge für den sekundaren Gaumen undden Ductus naso-pharyngeus. Beobachtungen an Reptilien und Vögeln. *Morph. Jb.*, **31**, 311-359.

GREEN (B.), 1969. — Water und electrolyte balance in the sand goanna *Varanus gouldii* (Gray). Unpublished Ph. D. thesis, University of Adelaide. (Cité d'après BRAYSHER, 1971).

GRENOT (C.), 1968. — Sur l'excrétion nasale de sels chez le lézard saharien : *Uromastix acanthinurus*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **266**, 1871-1874.

HAAS (G.), 1935. — Zum Bau des Primordialcraniums des Kopfskeletes von *Ablepharus pannonicus*. *Acta Zoologica*, **16**, 410.

HAAS (G.), 1937. — The structure of the nasal cavity in *Chamaleo chamaeleon* (Linnaeus). *J. Morpho*, **61**, 433-451.

HAAS (G.), 1947. — Jacobson's organ in the chameleon. *J. Morph.*, **81**, 195-207.

HAAS (G.), 1964. — Anatomical observations on the head of *Liotyphlops albirostris* (Typhlopidae, Ophidia). *Acta Zoologica*, **45**, 1-62.

Source : MNHN, Paris

HAAS (G.), 1968. — Anatomical observations on the head of *Anomalepsis aspinosus* (Typhlopidae, Ophidia). *Acta Zoologica*, **49**, 63-139.

HOPKINS (A. E.), 1926. — The olfactory receptors in vertebrates. *J. comp. Neurol.*, **41**, 253-289.

HOPPE (G.), 1934. — Das Geruchsorgan von *Hatteria punctata*. *Z. Anat. EntwGesch.*, **102**, 434-461.

KATHARINER (L.), 1900. — Die Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchsorgan. *Zool. Jb. Abt. Syst.*, **13**, 415-442.

KOLMER (W.), 1927. — Geruchsorgan. In « Handbuch der mikroscopischen Anatomie des Menschen », W. von Möllendorff, Vol. 3, pp. 192-249. J. Springer, Berlin.

KOLNBERGER (l.), 1971. — Comparative study of the olfactory epithelium, especially the vomero-nasal (Jacobson's) organ in amphibia, reptiles and mammal. *Z. Zellforsch.*, **122**, 53-67.

KOLNBERGER (l.) et ALTNER (H.), 1971.— Ciliary-structure precursor bodies an stable constituants in the sensory cells of the vomero-nasal organ of Reptiles and mammals. *Z. Zellforsch.*, **118**, 254-262.

KRATZING (J. E.), 1972. — The structure of olfactory cilia in a lizard. *J. Ultrastructure Research*, **39**, 295-300.

KRAUSE (R.), 1922. — Vögel und Reptilien. « Mikroskopische Anatomie der Wilbertiere in Einzeldarstellungen », Vol. 2, pp. 187-454. Walter de Gruyter, Berlin.

LEMIRE (M.), DELOINCE (R.) et GRENOT (C.), 1970. — Étude des cavités et glandes nasales du Lézard Fouette-Queue, *Uromastix acanthinurus* Bell. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **270**, 817-820.

LEMIRE (M.) et GRENOT (C.), 1974. — Développement et structure de la glande « à sels » du Lézard saharien *Agama mutabilis* Merrem (Agamidae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **278**, 61-64.

LEYDIG (F.), 1872. — Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. *Arch. mikrosk. Anat. EntwMech.*, **8**, 317-357.

LEYDIG (F.), 1873. — Über die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. *Arch. mikrosk. Anat. EntwMech.*, **9**, 598-652.

LISON (L.), 1960. — Histochimie et cytochimie animales. Gauthier-Villars, Paris.

MALAN (M. E.), 1946. — Contributions to the comparative anatomy of the nasal capsule and the organ of Jacobson of the Lacertilia. *Ann. Univ. Stellenbosch*, A, **24**, 69-137.

MCDOWELL (S. B.) et BOGERT (C. M.), 1954. — The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorphan lizards. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **105**, 1-142.

MERTENS (R.), 1942. — Die Familie der Warane (Varanidae). 11 : Der Schädel. *Abh. senckenb. naturf. Ges.*, n° 465, 117-234.

MOWRY (W. R.), 1963. — The specific value of methods that color both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins. With revised directions for the colloidal iron stain, the use of alcian blue G8X and their combination with the periodic acid-Schiff reaction. *Ann. New York Acad. Sci.*, **106**, 402-423.

NEGUS (V.), 1958. — The comparative anatomy and physiology of the nose and paranasal sinuses. Livingstone, Edinburgh and London.

NORRIS (K. S.) et DAWSON (W. R.), 1964. — Observations on the water economy and electrolyte excretion of chuckwallas (Lacertidae, *Sauromalus*). *Copeia*, 1964, 638-647.

OLENZKA-SLOTWINSKA (H.), 1959. — Fonction sécrétrice des cellules de soutien dans l'épithélium olfactif chez les Urodèles et les Reptiles. *C.R. Ass. Anat.*, **45**, 585-603.

OLENZKA-SLOTWINSKA (H.), 1961. — Caractères histochimiques de la sécrétion des glandes olfactives de Bowman chez les Urodèles et les Reptiles. *C.R. Ass. Anat.*, **46**, 876-889.

OSAWA (G.), 1898. — Beiträge zur Lehre von den Sinnesorganen der *Hatteria punctata*. *Arch. mikrosk. Anat. EntwMech.*, **52**, 268-366.

PARSONS (T. S.), 1959. — Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, **120**, 101-277.

PARSONS (T. S.), 1970. — The nose and Jacobson's organ. In « Biology of the Reptilia », C. Gans et T. S. Parsons, Vol. B2, pp. 99-191. Academic Press, London and New York.

PEARSE (A. G. E.), 1960. — Histochemistry. Churchill, London.

PHILPOTT (C. W.) et TEMPLETON (J. R.), 1964. — A comparative study of the histology and fine structure of the nasal salt secreting gland of the lizard, *Dipsosaurus*. *Anat. Rec.*, **146**, 394-395.

Source : MNHN, Paris

PRATT (C. W. McE.), 1948. — The morphology of the ethmoidal region of *Sphenodon* and lizards. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **118**, 171-204.

RAVETTO (C.), 1964. — Alcian blue-alcian yellow. A new method for the identification of different acidic groups. *J. Histochem. Cytochem.*, **12**, 44-45.

SAINT GIRONS (H.), 1974. — Données histologiques sur l'organe de Jacobson de *Sphenodon punctatus* Gray (Reptilia, Rhynchocephalia). In « Recherches Biologiques Contemporaines », L. Arvy, pp. 301-308. Vagner, Nancy.

SAINT GIRONS (H.), 1975. — Développement respectif de l'épithélium sensoriel du cavum et de l'organe de Jacobson chez les Lépidosauriens. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **278**, 721-724.

SAINT GIRONS (H.) et JOLY (J.), 1975. — Histologie et ultrastructure de la glande nasale externe du Lacertilien *Lacerta muralis* et de l'Amphisbénien *Trogonophis wiegmanni* (Reptilia, Lacertidae et Trogonophidae). Arch. Biol. (Bruxelles), **86** 97-126.

SCHMIDT-NIELSEN (K.), BORUT (A.), PING LEE et CRAWFORD (E.), 1963. — Nasal salt excretion and the possible function of the cloaca in water conservation. *Science*, **142**, 1300-1301.

SCHMIDT-NIELSEN (K.) et FANGE (R.), 1958. — Salt gland in marine Reptiles. *Nature*, nº 4638, 783-785.

SHOEMAKER (V. H.), LICHT (P.) et DAWSON (W. R.), 1966. — Effects of temperature on kidney function in the lizard *Tiliqua rugosa*. *Physiol. Zool.*, **39**, 244-258.

SLOTWINSKI (J.), 1949. — O czynnosci wydzielniczej komorek zrebowych nablonka zmyslowego blony wechowej plazow gadow, ptakow i ssakow. *Posnanskie Tow. Przyj. Nauk. Wydz. Lek.*, **7**, 1-76.

STEBBINS (R. C.), 1948. — Nasal structure in lizard with reference to olfaction and conditioning of the inspired air. *Am. J. Anat.*, **83**, 183-221.

TAUB (A. M.) et DUNSON (W. A.), 1967. — The salt gland in a sea snake (*Laticauda*). *Nature, Lond.*, **215**, 995-996.

TEMPLETON (J. R.), 1967. — Nasal salt gland excretion and adjustment to sodium loading in the lizard *Ctenosaura pectinata*. Copeia, 1967, 136-140.

UNDERWOOD (G.), 1957. — On lizard of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morph.*, **100**, 207-268.

VAN LENNEP (E. W.) et KOMNICK (H.), 1970. — Fine structure of the nasal salt gland in the desert lizard *Uromastyx acanthinurus*. *Cytobiologie*, **2**, 47-67.

YASUMA (A.) et ICHIKAWA (T.), 1953. — Ninhydrin-Schiff and Alloxan-Schiff staining. *J. Lab. clin. Med.*, **41**, 296-299.

Source : MNHN, Paris

TABLEAUX

Tableau I. — Liste du matériel.

RHYNCHOCEPHALIA

Sphenodontidae

**Sphenodon punctatus* (2)

LACERTILIA

Geckonidae

Tarentola mauritanica (3)
Gehyra variegata (1)
Coleonyx variegatus (1)
Phelsuma madagascariensis (2)
**Hoplodactylus pacificus* (2)

Pygopodidae

**Lialis burtonis* (1)

Xantusiidae

Xantusia henshawi (2)
Xantusia vigilis (1)

Iguanidae

Iguana iguana (1)
Chalarodon madagascariensis (1)
Uta graciosa (1)
Uma inornata (1)
**Phrynosoma mcalli* (2)
Anolis cristatellus (1)
Anolis pulchellus (1)
Anolis evermanni (1)
Anolis stratulus (1)

Agamidae

Physignatus longirostris (1)
Amphiboluras reticulatus (1)
Diporiphora australis (1)
Liolepis belliana (1)

Chamaeleonidae

Brookesia spectrum (1)

Lacertidae

**Lacerta muralis* (3)
Acanthodactylus erythrarus (1)

Cordylidae

Cordylus cordylus (2)
Cordylus vittifer (1)
Gerrhosaurus flavigularis (1)

Teiidae

**Cnemidophorus tigris* (2)
Ameiva ameiva (1)

Scincidae

Leiolopisma zelandica (1)
Leiolopisma rhomboidalis (1)
Leiolopisma fuscum (1)
Ablepharus boutonii (1)
**Lygosoma taeniolata* (1)
Egernia sp. (1)
Chalcides mionecton (1)

Feyliniidae

**Feylinia currori* (4)

Anguidae

**Anguis fragilis* (2)
*Ophisaurus koelliker*i (1)
Gerrhonotus multicarinatus (2)

Anniellidae

Anniella pulchra (3)

Helodermatidae

**Heloderma horridum* (1)

Varanidae

Varanus salvator (2)

AMPHISBAENIA

Amphisbaenidae

Blanus cinsreus (2)

Trogonophidae

Trogonophis wiegmanni (1)

SERPENTES

Typhlopidae

Typhlops braminus (2)
**Typhlops punctatus* (1)
Typhlops species (3)

Leptotyphlopidae

Leptotyphlops dulcis (3)

Aniliidae

Cylindrophis rufus (1)

Xenopeltidae

Xenopeltis unicolor (1)

Boidae

**Lichanura roseofusca* (2)
Eryx johni (2)
Morelia spilotes (1)
Casarea dussumieri (1)

Acrochordidae

Acrochordus javanicus (1)

Colubridae

Calamaria pavimentata (1)
Oligodon taeniatus (1)
Boaedon fuliginosus (1)
Psammodynastes pulverulentus (1)
Storeria occipitomaculata (1)
**Coronella austriaca* (2)
Dendrelaphis pictus (1)
**Natrix maura* (2)
Natrix natrix (1)
Homalopsis buccata (2)
Enhydris enhydris (2)
Enhydris bocourti (1)
Herpeton tentacalotum (1)
Dasypeltis scaber (2)

Elapidae

**Denisonia signata* (1)

Hydrophidae

Laticauda colubrina (2)
**Microcephalophis gracilis* (1)

Viperidae

Atractaspis sp. (1)
**Vipera uspis* (2)
**Crotalus viridis* (1)
Crotalus atrox (1)

L'ensemble des techniques n'a été appliqué qu'aux espèces dont le nom est précédé d'un *. Les chiffres ( ) correspondent au nombre d'individus étudiés. Les sujets autopsiés sont des adultes ou, dans le cas de *Diporiphora*, *Ameiva*, *Varanus*, *Cylindrophis*, *Xenopeltis*, *Morelia*, *Homalopsis* et *Enhydris bocourti*, des subadultes. Toutefois, nos spécimens de *Iguana iguana* et *Crotalus atrox* n'étaient apparemment âgés que de quelques mois.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II. — Caractères histochimiques des différentes catégories cellulaires du cavum et de l'organe de Jacobson.

	CAVUM										ORGANE DE JACOBSON					
	Gl. de Bowman			Cel. de soutien			Cel. érythroph.			Mu.	Cel. ciliées			Cel. muco-sér.		
	M	APS	Prot.	M.	APS	Prot.	M	APS	Prot.	M	M	APS	Prot.	M	APS	Prot.
Sphenodon	—	+++	+++	B	+++	+				V		—	—	V	+++	+
Tarentola	—	+++	++	J	++	++	b	+	+	J	J	++	+			
Gehyra	—	+++	+++	B	+++	+	b	+	++	J	J	+++	++	J	+++	++
Coleonyx	—	+++	+++	B	+++	+	b	+	++	JV	V	+++	++			
Phelsuma	—	++	+++	B	++	++	v	+	++	J	J	++	+	J	+++	++
Hypolodactylus	—	++	++	J	++	+	b	±	++	JV	JV	+++	+	B	+++	+
Lialis	—	++	++	VB	+++	+	—	+	+	VB	JV	+++	±	V	+++	++
Xantusia	—	++	+	VB	+++	±	B	+	±	JV	J	++	±	B	+++	++
Iguana	—	++	++	VB	++	+	—	++	+	V	J	+++	+	B	+++	++
Chalarodon	—	+	+++	J	±	+	—	+	+++	V	J	+++	++	J	+++	++
Uta	—	±	++	VB	+	±	—	++	++	J	J	++	+	J	+++	++
Uma	—	++	+++	B	+++	++	—	+	++	J	J	++	++	J	+++	++
Phrynosoma	—	++	+++	VB	+++	+	—	+	++	B	?	?	?	B	+++	++
Anolis	—	+	+++	B	+++	++	—	±	+++	JV	J	++	++	J	+++	++
Physignatus	—	++	++	B	++	+	—	+	+	V	J	++	+	B	+++	++
Amphibolurus	—	+	+++	B	+++	+	—	+	++	JV	J	++	+	V	+++	++
Diporiphora	—	++	+++	B	+++	+	—	+	+	V	J	++	+	B	+++	++
Liolepis	—	++	+++	B	+++	++	v	++	++	VB	V	+++	++	V	+++	++
Brookesia				V	++	++	V	++	++	VB						
Lacerta	—	++	+++	V	+++	++	B	+	++	B	J	++	+	B	+++	+++
Acanthodactylus	—	+++	+++	J	+++	++	B	++	++	JV	J	++	+	V	+++	++
Cordylus	—	++	+++	VB	+++	+	B	+	+	V	V	++	++	B	+++	++
Gerrhosaurus	—	++	+++	B	++	+	B	++	++	V	V	++	++	B	+++	++
Cnemidophorus	—	++	+++	J	+++	++	B	++	++	J	?	?	?	V	+++	++
Ameiva	—	+++	+++	J	+++	++	B	++	++	JV	J	+++	++	J	+++	++
Liolaemus	—	+	++	B	+++	++	B	+	++	J	J	++	++	J	+++	++
Ablepharus	—	++	+++	B	+++	++	B	+	++	J	J	++	++	J	+++	++
Lygosoma	—	+	+++	B	+++	++	B	+	++	J	J	++	++	J	+++	++
Egernia	—	++	+++	B	+++	++	B	+	++	J	J	++	+	J	+++	++
Chalcides	—	+++	+++	B	+++	++	B	++	++	V	J	+++	++	J	+++	++
Feylinia	—	+	+++	B	+++	+++	B	+	++	J	?	?	?	?	?	?
Anguis	—	+	+++	B	+++	+				V	?	?	?	V	+++	++
Ophisaurus	—	++	+++	V	++	++				J	?	?	?	J	+++	++
Gerrhonotus	—	++	+++	B	+++	++				JV	?	?	?	B	+++	++
Annietta	—	+	+++	B	+++	+				V	J	+++	+	V	+++	++
Heloderma	—	+	+++	V	+++	++	B	+++	++	J						
Varanus	—	++	+++	J	+	++				J	?	?	?	J	+++	++
Blanus	—	++	++	B	++	+				V	J	+	++	J	+++	++
Trogonophis	—	++	+++	B	+++	+				VB	J	++	+	J	+++	+
Typhlops	—	++	++	V	+	++				V	B	+++	+	B	+++	++
Leptotyphlops	—	+	++	B	+++	+				B	B	+++	++	B	+++	++
Cylindrophis	—	+++	+++	V	+++	+				JB	J	+++	++	J	+++	++
Xenopeltis	—	+++	+++	J	+++	+				J	J	+++	++	J	+++	++
Lichanura	—	++	+++	B	+++	+				JV	V	+++	++	V	+++	++
Eryx	—	++	+++	JB	++	++				VB	?	?	?	V	+++	++
Morelia	—	+++	+++	J	+++	++				J	?	?	?	J	+++	++
Casarea	b	+++	+++	V	+++	++				JB	V	++	++	V	+++	++
Acrochordus	—	++	++	B	+++	++				VB	B	++	++	V	+++	++
Calamaria	—	++	+++	J	+++	+				J	?	?	?	J	+++	++
Oligodon	—	++	+++	B	+++	++				B	?	?	?	B	+++	++
Boaedon	—	++	+++	J	+++	++				J	?	?	?	J	+++	++
Psammodynastes	—	+++	+++	B	+++	++				V	?	?	?	J	+++	++
Storeria	—	+++	+++	J	+++	++				J	?	?	?	J	+++	++
Coronella	—	+++	+++	J	+++	++				J	?	?	?	J	+++	++
Dendrelaphis	—	++	+++	V	+++	++				V	?	?	?	J	+++	++
Natrix	v	++	+++	J	+++	++				J	?	?	?	J	+++	++
Homalopsis	—	+++	+++	V	+++	++				V	J	+++	++	V	+++	++
Enhydris	—	++	+++	J	+++	++				J	J	++	++	J	+++	++
Dasypeltis	—	++	+++	J	++	++				JB	?	?	?	?	?	?
Denisonia	—	+++	+++	J	+++	++				V	?	?	?	J	+++	++
Laticauda	—	+++	+++	V	+++	++				V	?	?	?	B	+++	++
Atractaspis	—	++	++	V	+++	+				J	?	?	?	V	+++	++
Vipera	j	+++	+++	J	+++	+	J	++	++	JV	?	?	?	V	++	++
Crotalus	—	++	+++	V	+++	+++				J	?	?	?	V	++	++

Mu. = Mucocytes. C. muco-sér. = Cellules muco-séreuses. M = Acidité de la mucine, d'après la teinte obtenue à la suite de la coloration par la méthode de Ravetto. (J = jaune, mucine peu acide ; V = vert, mucine moyennement acide ; B = bleu, mucine très acide. Les lettres minuscules, j, v, b, correspondent à la présence, dans le produit de sécrétion, d'une très petite quantité de mucine. La présence de deux lettres correspond à une teinte intermédiaire ou, dans le cas de JB, à l'existence de mucines d'acidité variable). APS = Intensité de la réaction à l'acide périodique-Schiff. Prot. = Richesse du produit de sécrétion en protides décelables par la réaction du DDD et la tétrazoréaction de Danielli. Le signe — indique l'absence du composé correspondant. Le signe ? signifie que la dégranulation complète des cellules considérées ne permet pas d'apprécier les caractères histochimiques du produit de sécrétion. L'absence de tout signe correspond à l'absence de la catégorie cellulaire correspondante.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU III. — Hauteur moyenne approximative des différents types d'épithéliums des fosses nasales, en μ.

	VESTIBULE	CAVUM			ORGANE DE JACOBSON	
	Ep. vestib.	Ep. respir.	Gl. de Bowman	Ep. olfactif	Ep. sensor.	Ep. ventral
Sphenodon	135	130	35	150	130	59
Tarentola	8	60	12	115	170	40
Gehyra	6	55	12	140	165	31
Coleonyx	6	40	15	135	160	24
Phelsuma	9	60	10	120	170	40
Hoplodactylus	12	65	11	130	225	35
Lialis	15	45	15	120	150	15
Xantusia (2 espèces)	7	27	9	100	140	32
Iguana	15	30	18	135	175	37
Chalarodon	9	41	21	120	120	25
Uta	5	46	12	50	125	30
Uma	6	25	14	60	135	14
Phrynosoma	8	31	19	80	180	31
Anolis cristatellus	7	33	8	52	110	24
Physignotus	18	46	11	85	165	28
Amphibolurus	14	44	15	83	170	34
Diporiphora	10	32	14	65	124	21
Liolepis	16	53	12	75	195	40
Brookesia	15	54		75		
Lacerta	21	43	11	105	220	37
Acanthodactylus	?	37	9	80	?	?
Cordylus cordylus	45	56	18	135	150	45
Gerrhosaurus	16	43	16	130	200	34
Cnemidophorus	12	31	10	85	235	22
Ameiva	18	35	17	100	195	40
Leiolopisma zelandica	11	40	10	105	125	30
Ablephorus	?	22	8	50	?	?
Lygosoma	16	36	11	75	120	28
Egernia	14	25	18	120	160	34
Chalcides	20	32	20	115	130	32
Feylinia	V	21	9	60	80	13
Anguis	V	18	12	110	205	23
Ophisaurus	V	34	15	105	200	25
Gerrhonotus	V	45	14	95	175	24
Anniella	V	18	9	65	140	28
Heloderma	?	60	18	135	?	?
Varanus	85	50	24	135	340	40
Blanus	V	25	11	115	150	27
Trogonophis	30	29	13	120	165	34
Typhlops braminus	V	17	12	70	145	28
Typhlops punctatus	V	16	V	180	185	35
Leptotyphlops	V	14	10	80	105	16
Cylindrophis	V	24	8	115	180	31
Xenopeltis	V	30	15	125	225	33

Source MNHN, Paris

	VESTIBULE	CAVUM			ORGANE DE JACOBSON	
	Ep. vestib.	Ep. respir.	Gl. de Bowman	Ep. olfactif	Ep. sensor.	Ep. ventral
Lichanura	V	37	12	90	360	29
Eryx	V	28	15	75	230	34
Casarea	V	32	14	125	150	24
Acrochordus	95	56	19	135	315	30
Calamaria	V	11	6	48	65	12
Oligodon	V	18	9	60	215	15
Boaedon	V	42	20	105	190	24
Psammodynastes	V	21	8	55	155	14
Storeria	V	19	12	90	190	14
Coronella	V	30	13	110	275	25
Dendrelaphis	V	30	9	65	185	12
Natrix maura	V	32	12	130	250	27
Homalopsis	V	31	12	80	255	24
Enhydris enhydris	V	18	8	75	130	15
Enhydris bocourti	V	26	14	80	245	23
Dasypeltis	V	40	16	120	285	18
Denisonia	V	38	13	105	215	14
Laticauda	V	27	9	100	265	15
Microcephalophis	V	28	?	?	220	15
Atractaspis	V	15	10	56	165	9
Vipera	V	36	18	125	260	21
Crotalus viridis	V	40	17	80	250	36
Crotalus atrox	V	V	12	65	190	26

La hauteur d'un épithélium varie toujours plus ou moins d'un endroit à un autre ; en outre, elle dépend dans une certaine mesure de la taille de l'animal. Pour cette dernière raison, nous avons jugé inutile d'effectuer les très nombreuses mesures parfois nécessaires lors d'un travail histophysiologique pour connaître avec précision la hauteur moyenne d'un épithélium. Les chiffres donnés ci-dessus ne le sont donc qu'à titre indicatif et ils doivent évidemment être rectifiés lorsqu'ils concernent de jeunes animaux (voir à ce sujet le tableau I). V = hauteur très variable, due à la brièveté du vestibule.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV. — Proportion des différentes catégories cellulaires dans l'épithélium olfactif du cavum et dans l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson.

	ÉPITHÉLIUM OLFACTIF				ORGANE DE JACOBSON				D. R.
	% des cellules :			Rapport	% des cellules :			Rapport	Rapport
	basales	olfact.	de sout.	Co/Ct	basales	sensor.	de sout.	Cs/Ct	% Cs/% Co
Sphenodon	16,83	48,51	34,65	1,40	21,30	23,50	55,20	0,43	0,48
Tarentola	9,20	80,46	10,34	7,78	9,52	76,20	14,28	5,33	0,95
Gehyra	9,42	77,49	13,09	5,92	9,32	74,53	16,15	4,62	0,96
Coleonyx	8,86	79,34	11,81	6,72	6,72	81,34	11,94	6,81	1,03
Phelsuma	8,09	81,12	10,79	7,52	5,70	82,21	12,08	6,80	1,01
Hoplodactylus	8,78	78,05	13,17	5,93	5,51	77,95	16,54	4,71	1,00
Lialis	12,70	69,84	17,46	4,00	6,73	77,77	15,50	5,02	1,11
Xantusia hensh.	6,74	82,77	10,49	7,89	5,49	79,32	15,19	5,22	0,96
Iguana	12,70	60,32	26,98	2,24	9,15	73,86	16,99	4,35	1,27
Chalarodon	16,22	52,70	31,08	1,70	8,96	64,18	26,87	2,39	1,21
Uta	13,30	55,90	31,60	1,74					
Uma	12,28	49,12	38,59	1,27	8,33	64,39	27,27	2,36	1,31
Phrynosoma	17,68	52,42	30,10	1,74	8,84	65,19	25,97	2,51	1,24
Anolis cristat.	14,31	46,83	38,87	1,20	12,59	47,41	40,00	1,19	1,01
Physignatus	12,71	53,39	33,90	1,57	12,24	60,14	27,62	2,18	1,13
Amphibolurus	13,11	50,82	36,07	1,41	15,02	50,70	34,27	1,48	1,05
Diporiphora	10,20	57,14	32,65	1,75	15,00	52,00	33,00	1,58	0,91
Liolepis	12,90	59,62	27,42	2,18	11,76	53,68	34,56	1,55	0,90
Lacerta	7,41	79,36	13,23	6,00	9,39	79,81	10,80	7,39	1,01
Acanthodactylus	7,52	77,45	15,03	5,15	9,60	78,46	11,94	6,57	1,01
Cordylus cordylus	12,71	61,86	25,42	2,43	7,02	75,62	17,36	4,36	1,22
Gerrhosaurus	10,54	74,26	15,19	4,89	7,08	82,60	10,32	8,00	1,11
Cnemidophorus	10,98	68,31	21,31	3,21	4,69	88,44	6,87	12,86	1,29
Ameiva	11,90	69,05	19,05	3,62	5,15	84,19	10,65	7,90	1,22
Leiolopisma zelan.	10,54	68,32	21,14	3,23	5,13	80,59	14,29	5,64	1,18
Egernia	8,97	74,36	16,67	4,46					
Chalcides	10,37	69,51	20,12	3,45	8,67	74,00	17,33	4,27	1,06
Feylinia	9,72	72,22	18,05	4,00					
Anguis	10,74	64,46	24,79	2,60	4,32	83,57	12,10	6,90	1,30
Gerrhonotus	10,73	68,36	20,90	3,27	5,19	85,01	9,80	8,68	1,24
Anniella	9,80	72,55	17,65	4,11	5,55	83,33	11,11	7,50	1,15
Heloderma	16,20	61,27	22,54	2,72					
Varanus	15,63	53,12	31,25	1,70	3,80	86,14	10,05	8,57	1,62
Blanus	6,53	81,22	12,24	6,63	5,38	86,55	8,07	10,72	1,07
Trogonophis	5,88	79,74	14,38	5,54	5,28	83,74	10,98	7,63	1,05
Typhlops braminus	6,82	75,00	18,18	4,12	3,02	87,55	9,43	9,88	1,17
Leptotyphlops					3,61	89,69	6,70	13,38	
Cylindrophis	10,17	72,88	16,95	4,30	2,24	92,00	5,77	15,94	1,26
Xenopeltis	7,18	76,24	16,57	4,60	3,75	85,39	10,86	7,86	1,12
Lichonura	8,53	75,19	16,28	4,62	3,23	90,61	6,16	14,71	1,20
Eryx	10,53	73,68	15,79	4,66	2,88	86,54	10,58	8,18	1,17
Moretia					2,12	91,27	6,61	13,80	
Casarea	10,97	67,74	21,29	3,18	5,02	79,92	15,06	5,31	1,18
Acrochordus					2,43	88,59	8,98	9,86	
Calamaria					6,92	85,38	7,69	11,10	

Source : MNHN, Paris

	ÉPITHÉLIUM OLFACTIF				ORGANE DE JACOBSON				D. R.
	% des cellules :			Rapport	% des cellules :			Rapport	Rapport
	basales	olfact.	de sout.	Co/Ct	basales	sensor.	de sout.	Cs/Ct	% Cs/% Co
Oligodon	8,66	75,20	16,14	4,66	3,63	89,83	6,54	13,74	1,19
Boaedon					4,02	88,22	7,76	11,37	
Coronella	8,76	69,34	21,90	3,17	4,69	87,50	7,81	11,20	1,26
Dendrelaphis	8,67	66,32	25,00	2,65	3,65	89,84	6,51	13,80	1,35
Natrix maura	10,36	71,17	18,47	3,86	4,27	89,20	6,53	13,65	1,25
Homalopsis	9,68	64,52	25,80	2,50	4,39	86,30	9,30	9,27	1,34
Enhydris enhydris	7,94	69,84	22,22	3,14	5,22	85,51	9,27	9,21	1,27
Enhydris bocourti	8,51	67,15	24,34	2,76					
Denisonia	10,09	68,81	21,10	3,26	4,57	90,00	5,43	16,56	1,31
Laticauda	7,98	68,10	23,93	2,85	4,19	88,74	7,06	12,56	1,30
Microcephalophis					3,94	88,53	7,53	11,76	
Atractaspis	7,14	73,81	19,05	3,87	4,19	89,20	6,61	13,49	1,21
Vipera	12,15	67,30	20,56	3,27	4,83	86,90	8,28	10,50	1,29
Crotalus atrox	13,79	58,62	27,59	2,12	5,01	79,94	15,04	5,31	1,39
Crotalus viridis	12,66	56,96	30,38	1,87	5,41	82,41	12,18	6,77	1,45

D.R. = Développement respectif de l'épithélium olfactif du cavum et de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson, d'après le rapport % Cs/% Co, c'est-à-dire le rapport existant entre le pourcentage des cellules sensorielles dans l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson et le pourcentage des cellules olfactives dans l'épithélium olfactif du cavum. Rapport Co/Ct = rapport entre le nombre des cellules olfactives et le nombre des cellules de soutien dans l'épithélium olfactif du cavum. Rapport Cs/Ct = Rapport entre le nombre des cellules sensorielles et le nombre des cellules de soutien dans l'épithélium dorsal de l'organe de Jacobson.

Rappelons que dans certains cas une fixation imparfaite, ou une trop grande ressemblance entre les noyaux des cellules sensorielles et ceux des cellules de soutien, n'ont pas permis de calculer avec suffisamment de précision le pourcentage des différentes catégories cellulaires. En ce qui concerne *Brookesia* et *Acrochordus*, les raisons de l'impossibilité des numérations dans l'épithélium olfactif ont été données dans le texte ; dans les deux cas, cet épithélium n'est probablement pas fonctionnel.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU V. — Composition cellulaire, caractères histochimiques des produits de sécrétion et développement relatif de la glande nasale externe.

	Cellules C 1			Cellules C 2			Cellules striées	Dévelop. glande
	M	APS	Prot.	M	APS	Prot.		
Sphenodon	B	+++	0	J	+++	++		1
Tarentola	B	±	++	J	+++	+		2–3
Gekyra	V	+	++	V	+++	+		2
Coleonyx	—	0	+++	—	+++	+++	1/4	2–3
Phelsuma	B	±	++	J	+++	+		2–3
Hoplodactylus	B	±	++	J	+++	+		2
Lialis	—	0	++	—	++	+++		3
Xantusia	—	+++	++				4/5	3
Iguana	J	+++	0				2/3 ?	2–3
Chalarodon	J	+++	+++				3/4	2
Uta	?	?	?				2/3	3
Uma	—	+++	+++				3/4	3
Phrynosoma	—	+++	+++				3/4	3
Anolis (5 espèces)	—	+++	+++				? à 2/3	1 à 2
Physignatus	—	++	+++					1
Amphibolurus	—	++	+++				1/3	2
Diporiphora	—	++	+++					1
Liolepis	?	?	?				2/3	2–3
Brookesia	B	+++	+					1
Lacerta	—	0	+++	JV	+++	++	1/2	3
Acanthodactylus	—	0	+++	JV	+++	++	2/3	3
Cordylus	—	+	++	V	+++	++		2–3
Gerrhosaurus	—	+	+++	J	+++	+	1/3	2–3
Cnemidophorus	—	+	+++				1/3	2–3
Ameiva	—	+++	++				1/3	2–3
Leiolopisma (3 espèces)	—	+++	++	V	+++	++	1/3 à 1/2	2–3
Ablepharus	?	?	?	?	?	?	1/4	3
Lygosoma	?	?	?	?	?	?	1/4	2–3
Egernia	?	?	?	?	?	?	?	2
Chalcides	—	+++	++	J	+++	++	3/4	3
Feylinia	?	?	?	J	+++	++	?	2
Anguis	B	+++	++					1
Ophisaurus	V	+++	++					1
Gerrhonotus	B	+++	++					2
Anniella	J	+++	++					3
Heloderma	V	+	++					2–3
Varanus	—	+++	+++	J	+++	+		2–3
Blanus	—	+++	±	JB	++	±		2–3
Trogonophis	—	+++	±	B	+++	±	1/5	2–3
Typhlops (2 espèces)	—	+++	++	J	+++	0		2 à 3
Leptotyphlops	V	++	++					3
Cylindrophis	?	?	?	J	+++	+		3–4
Xenopeltis	—	—	+++	—	++	+++		4
Lichanura	V	++	++	V	+++	0		1
Eryx	V	++	++	B	+++	0		1
Morelia	V	++	++	V	+++	0		1–2

Source : MNHN, Paris

	Cellules C 1			Cellules C 2			Cellules striées	Dévelop. glande
	M	APS	Prot.	M	APS	Prot.		
Casarea	V	++	++	V	+++	++		1
Acrochordus	—	+	+++	B	+++	+		1
Calamaria	—	++	+++	J	+++	++		3-4
Oligodon	—	++	+++	V	+++	+		3
Boaedon	—	+	+++	V	+++	+		2-3
Psammodynastes	—	++	++	B	+++	+		2
Storeria	—	+++	+++	V	+++	++		2-3
Coronella	—	+++	+++	V	+++	+		2-3
Dendrelaphis	—	++	++	J	+++	++		3
Natrix (2 espèces)	—	++	++	J	+++	++		3
Homalopsis	—	+++	++	J	+++	++		2
Enhydris	—	+++	++	J	+++	++		2
Dasypeltis	—	++	++	J	+++	+		2
Densionia	?	?	?	B	+++	++		3-4
Laticauda	—	+	+++	J	+++	++		2
Atractaspis	—	+	+++	J	+++	+		3-4
Vipera	—	+++	+++	V	+++	+		2
Crotalus (2 espèces)	?	?	?	J	++	++		1

Cellules C 1 = Cellules de la partie profonde des tubes glandulaires, parfois plus ou moins mélangées aux suivantes. Cellules C 2 = Cellules de la partie moyenne et/ou orale des tubes glandulaires, parfois plus ou moins mélangées aux précédentes. Segments striés = Présence et développement relatif des segments striés. La fraction indique le volume approximatif des segments par rapport au volume total des tubes, conduit excréteur inclus. Dévelop. glande = Développement relatif approximatif de la glande nasale externe des différentes espèces, noté de 1 (très petite) à 4 (très grande). M = Acidité des mucines, d'après la teinte obtenue à la suite de la coloration de Ravetto (J = jaune, peu acide. V = vert, moyennement acide. B = bleu, très acide. JB = acidité très variable). APS = Intensité de la réaction à l'acide périodique-Schiff. Prot. = Richesse du produit de sécrétion en protides décelables par la réaction au DDD ou par la tétrazoréaction de Danielli. Le signe ? indique que la dégranulation complète des cellules considérées ne permet pas d'apprécier les caractères histochimiques du produit de sécrétion, ou bien (7e colonne) que la présence des segments striés demanderait à être confirmée en microscopie électronique. Un trait entre les colonnes C 1 et C 2 indique que les deux catégories cellulaires alternent plus ou moins régulièrement dans la majeure partie au moins des tubes glandulaires classiques.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

FIGURES
ET
PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

FIGURES 1 à 49

FIG. 1 à 3. — Rhynchocéphales. *Sphenodon punctatus.*

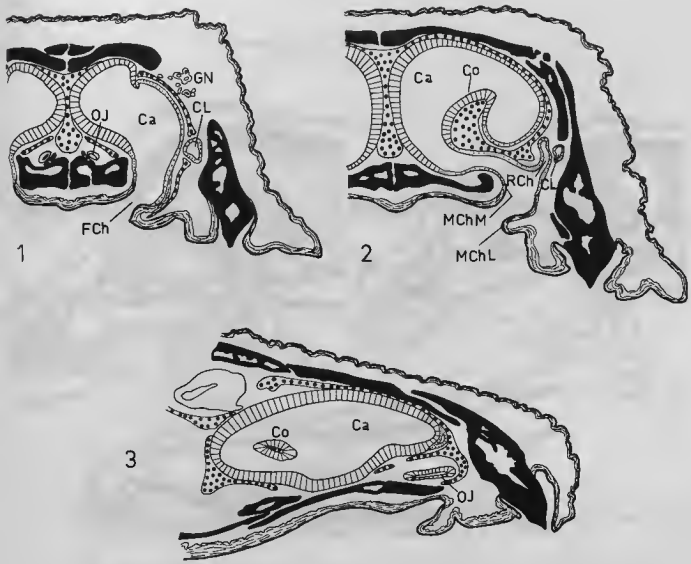


FIG. 1. — Coupe transversale au niveau de l'organe de Jacobson.
FIG. 2. — Coupe transversale au niveau de la conque.
FIG. 3. — Coupe parasagittale passant par l'organe de Jacobson et l'extrémité médiale de la conque.
Ca, Cavum. Cl, Canal lacrymal. Co, Conque. FCh, Fente choanale. GN, Glande nasale externe. MChL, Marge choanale latérale. MChM, Marge choanale médiale. OJ, Organe de Jacobson. RCh, Repli choanal latéral.

Os.

Cartilage.

Épiderme et épithélium épidermoïde.

Tissu érectile.

Épithélium « respiratoire » et ses homologues.

Épithélium sensoriel du cavum et de l'organe de Jacobson.

MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

FIG. 4 à 6. — Gekkonidae. *Tarentola mauritanica.*

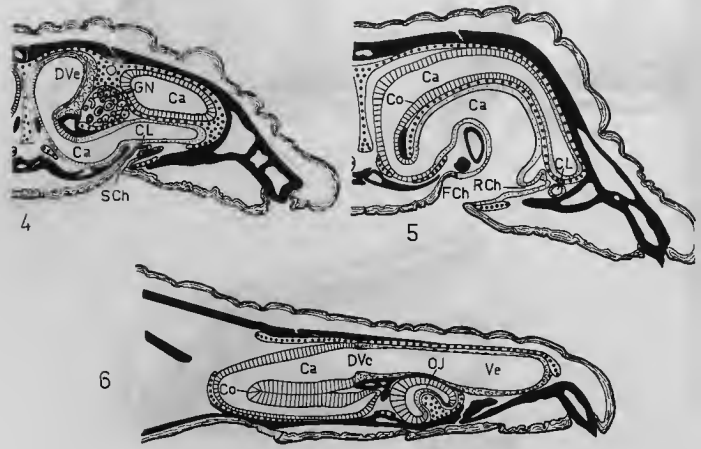


FIG. 4. — Coupe transversale au niveau du débouché du vestibule dans le cavum et de la partie antérieure de la conque.
FIG. 5. — Coupe transversale au niveau de la partie postérieure de la conque.
FIG. 6. — Coupe parasagittale passant par l'organe de Jacobson.

Ca, Cavum. Cl, Canal lacrymal. Co, Conque. DVe, Débouché du vestibule dans le cavum. FCh, Fente choanale. GN, glande nasale externe. OJ, Organe de Jacobson. RCh, Repli choanal latéral. Ve, Vestibule.

Source MNHN, Paris

FIG. 7 et 8. — Pygopodidae et Xantusiidae.

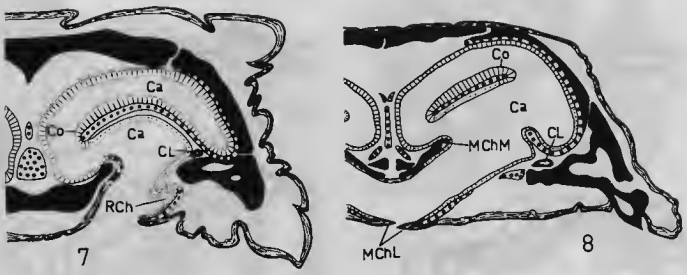


FIG. 7. — *Lialis burtonis*. Coupe transversale au niveau de la conque.
FIG. 8. — *Xantusia henshawi*. Coupe transversale au niveau de la partie postérieure de la conque.
Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. Co, Conque. MChL, Marge choanale latérale. MChM, Marge choanale médiale. RCh, Repli choanal latéral.

Source : MNHN, Paris

FIG. 9 à 12. — Iguanidae.

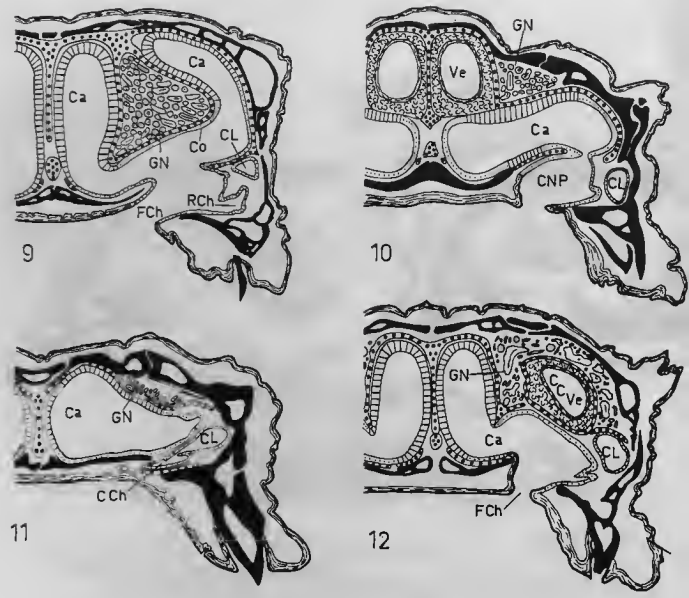


FIG. 9. — *Iguana iguana*. Coupe transversale au niveau de la conque.

FIG. 10. — *Uta graciosa*. Coupe transversale au niveau de la marge postérieure des choanes et du début du conduit naso-pharyngé.

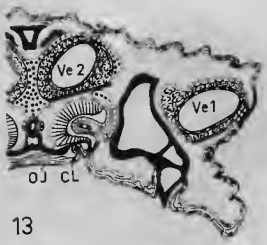
FIG. 11. — *Anolis cristatellus*. Coupe transversale vers le milieu du cavum, un peu en avant de la marge rostrale des choanes.

FIG. 12. — *Chalarodon madagascariensis*. Coupe transversale passant un peu en arrière du débouché du vestibule dans le cavum.

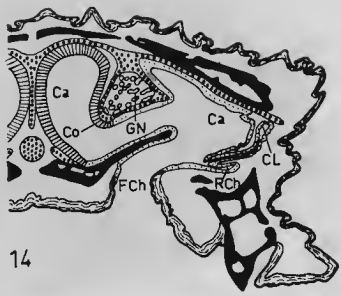
Ca, Cavum. CCh, Canal choanal. CCVe, Cul de sac caudal du vestibule. CL, Canal lacrymal. CNP, Conduit naso-pharyngé. FCh, Fente choanale. GN, Glande nasale externe. RCh, Repli choanal latéral. Ve, Vestibule.

Source : MNHN, Paris

FIC. 13 et 14. — Agamidae. *Physignatus longirostris*.



13



14

FIG. 13. — Coupe transversale au niveau de l'organe de Jacobson, un peu en avant de l'orifice de la narine externe.

FIG. 14. — Coupe transversale au niveau de la conque.

Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. Co, Conque. FCh, Fente choanale. CN, Glande nasale externe. OJ, Organe de Jacobson. RCh, Repli choanal latéral. Ve1, Partie antérieure du vestibule, proche de la narine. Ve2, Partie moyenne du vestibule.

Source MNHN, Paris

FIG. 15 et 16. — Chamaeleonidae. *Brookesia spectrum*.

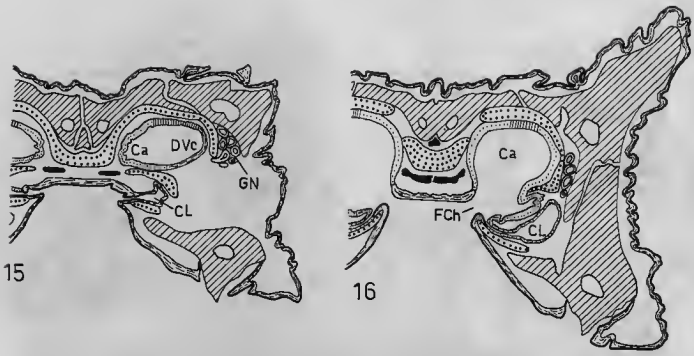
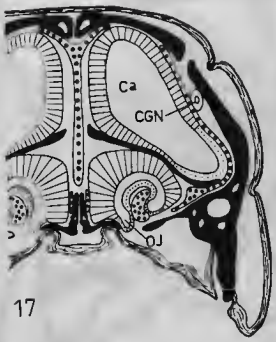


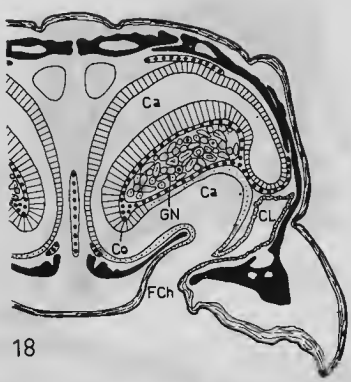
FIG. 15. — Coupe transversale au niveau du débouché du vestibule dans le cavum.
FIG. 16. — Coupe transversale vers le milieu du cavum, juste en arrière de la marge rostrale des choanes.
Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. DVe, Débouché du vestibule dans le cavum. FCh, Fente choanale. GN, Glande nasale externe. En raison de son étendue, le tissu osseux a été représenté par des hachures obliques.

Source : MNHN, Paris

FIG. 17 et 18. – Lacertidae. *Lacerta muralis*.



17



18

FIG. 17. – Coupe transversale au niveau de l'organe de Jacobson.

FIG. 18. – Coupe transversale au niveau de la conque, juste en arrière de la marge rostrale des choanes.
Ca, Cavum. CGN, Conduit excréteur de la glande nasale externe. CL, Canal lacrymal. Co, Conque. FCh, Fente choanale. CN, Glande nasale externe.

Source : MNHN, Paris

FIG. 19 et 20. — Cordylidae et Teïdae.

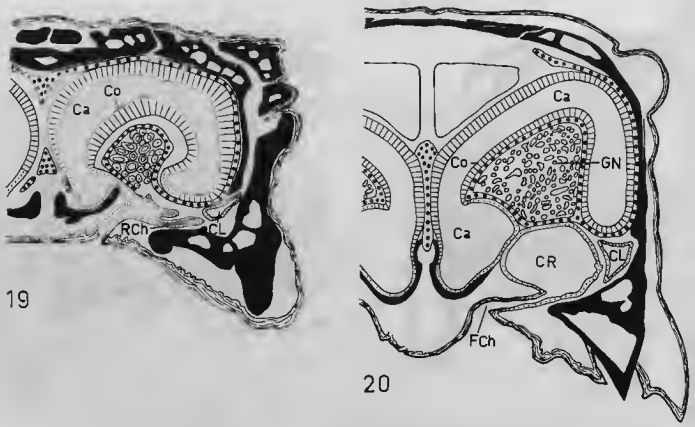


FIG. 19. — *Cordylus cordylus*. Coupe transversale au niveau de la conque.
FIG. 20. — *Cnemidophorus tigris*. Coupe transversale au niveau de la conque.
Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. Co, Conque. CR, « Conduit respiratoire ». FCh, Fente choanale. GN, Glande nasale externe. RCh, Repli choanal latéral.

Source : MNHN, Paris

FIG. 21 à 23. — Scincidae.

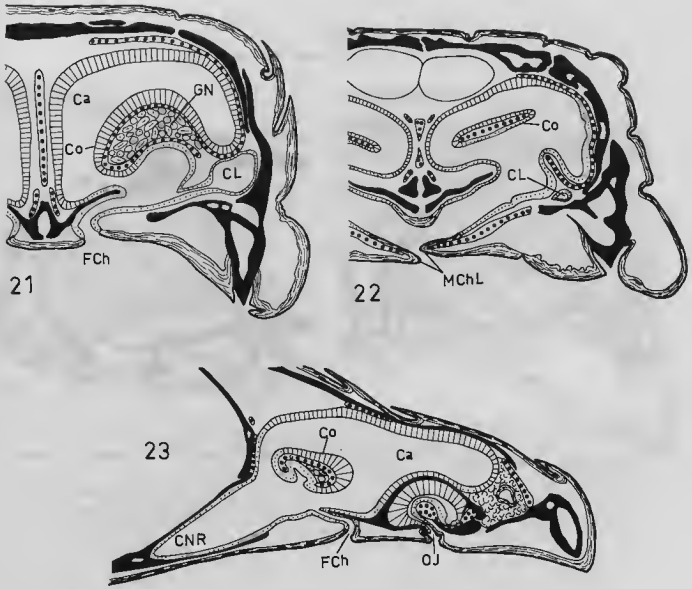
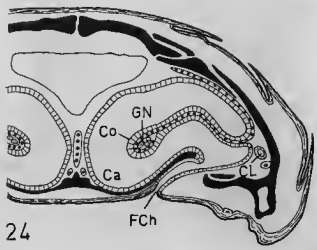


FIG. 21. — *Leiolopisma zelandica*. Coupe transversale au niveau de la conque.
FIG. 22. — *Chalcides mionecton*. Coupe transversale au niveau de la partie postérieure de la conque.
FIG. 23. — *Leiolopisma rhomboidalis*. Coupe parasagittale passant par l'organe de Jacobson et l'extrémité médiale de la conque.

Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. CNP, Conduit naso-pharyngé. Co, Conque. FCh, Fente choanale. GN, Glande nasale externe. MChL, Marge choanale latérale. OJ, Organe de Jacobson.

Source : MNHN, Paris

FIG. 24 et 25. — Feyliniidae. *Feylinia currori*.



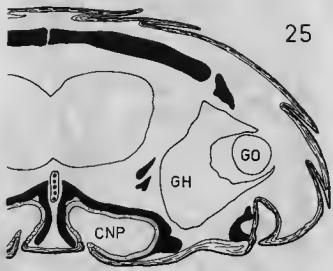


FIG. 24. — Coupe transversale au niveau de la conque.

FIG. 25. — Coupe transversale au niveau des conduits naso-pharyngés et des globes oculaires.

Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. CNP, Conduit naso-pharyngé. Co, Conque. FCh, Fente choanale. GH, Glande de Harder. GO, Globe oculaire.

Source MNHN, Paris

FIG. 26 et 27. — Anguidae. *Anguis fragilis*.

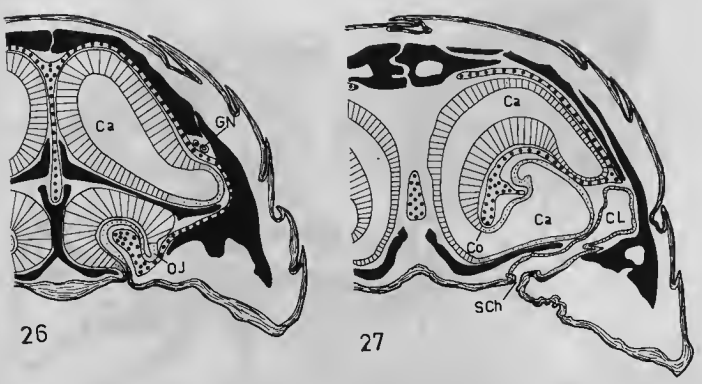


FIG. 26. — Coupe transversale au niveau de l'organe de Jacobson.
FIG. 27. — Coupe transversale au niveau de la conque.
Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. Co, Conque. SCh, Sillon choanal (partie toute postérieure).

Source : MNHN, Paris

FIG. 28 et 29. — Helodermatidae et Varanidae.

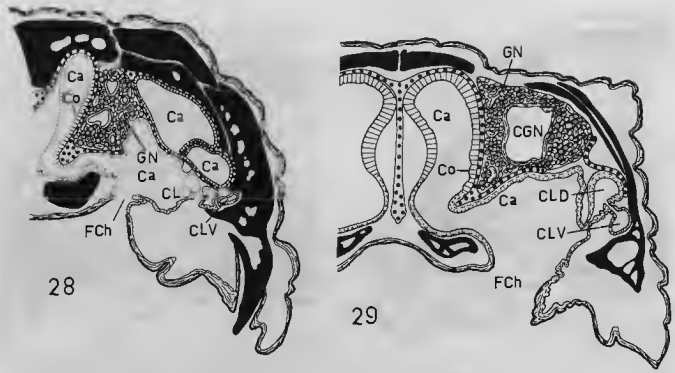


FIG. 28. — *Heloderma horridum.* Coupe transversale au niveau de la conque.

FIG. 29. — *Varanus salvator.* Coupe transversale au niveau de la conque. Noter la communication des deux canaux lacrymaux.

Ca, Cavum. CGN, Conduit excréteur de la glande nasale externe. CLD, Canal lacrymal dorsal. CLV, Canal lacrymal ventral. Co, Conque. FCh, Fente choanale. GN, Glande nasale externe.

Source : MNHN, Paris

FIG. 30 à 32. — Amphisbaenidae. *Blanus cinereus*.

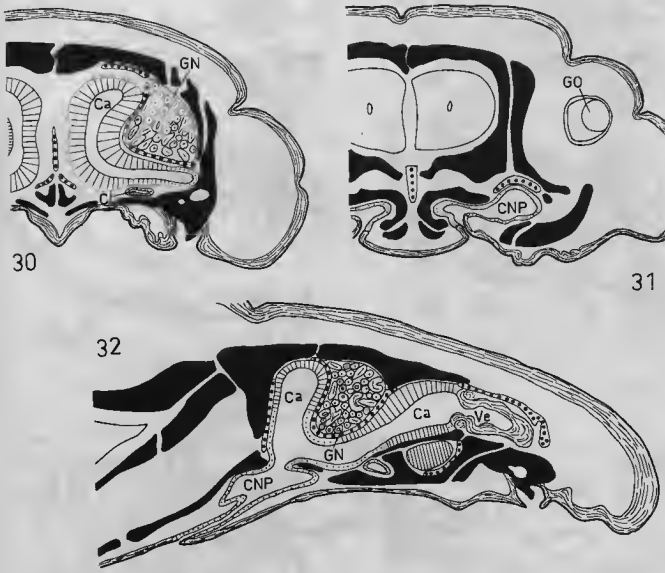


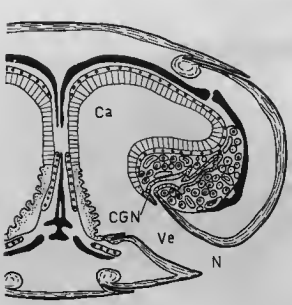
FIG. 30. — Coupe transversale au niveau de la conque.

FIG. 31. — Coupe transversale au niveau de la partie antérieure des conduits naso-pharyngés, juste en arrière de la marge rostrale des choanes.

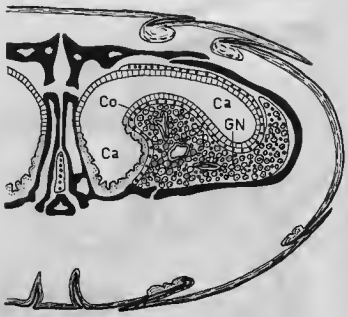
FIG. 32. — Coupe parasagittale passant par le bord externe de l'organe de Jacobson et le conduit naso-pharyngé. Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. CNP, Conduit naso-pharyngé. GN, Glande nasale externe. Ve, Vestibule.

Source : MNHN, Paris

FIG. 33 à 35. — Typhlopidae.



33



34

35

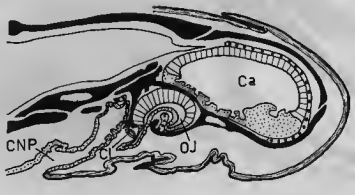
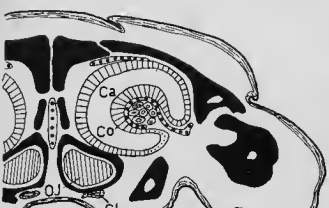


FIG. 33. — *Typhlops punctatus*. Coupe transversale au niveau des narines externes.
FIG. 34. — *Typhlops punctatus*. Coupe transversale au niveau de la conque.
FIG. 35. — *Typhlops sp*. Coupe parasagittale passant par l'organe de Jacobson et le conduit naso-pharyngé.
Ca, Cavum. CCN, Conduit excréteur de la glande nasale externe. CNP, Conduit naso-pharyngé. Co, Conque. GN, Glande nasale externe. OJ, Organe de Jacobson. Ve, Vestibule.

Source MNHN, Paris



36

37

38

39

40

41

FIG. 36. — Aniliidae. *Cylindrophis rufus*. Coupe transversale au niveau de la conque et de la partie postérieure de l'organe de Jacobson.

FIG. 37. — Xenopeltidae. *Xenopeltis unicolor*. Coupe transversale au niveau de la conque, en arrière de l'organe de Jacobson.

FIG. 38. — Aniliidae. *Cylindrophis rufus*. Coupe transversale au niveau des globes oculaires, montrant le double conduit naso-pharyngé.

FIG. 39. — Boïdae. *Lichanura roseofusca*. Coupe transversale au niveau de la conque, en arrière de l'organe de Jacobson.

FIG. 40. — Boïdae. *Casarea dussumieri*. Coupe transversale au niveau de la conque.

FIG. 41. — Boïdae. *Casarea dussumieri*. Coupe transversale au niveau du cul de sac postérieur du cavum, montrant l'extrémité rostrale des conduits naso-pharyngés et de la fente choanale.

Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. CNP, Conduit naso-pharyngé. Co, Conque. FCh, Fente choanale. GN, Glande nasale externe.

Source : MNHN, Paris

FIG. 42 à 45. — Serpents aquatiques.

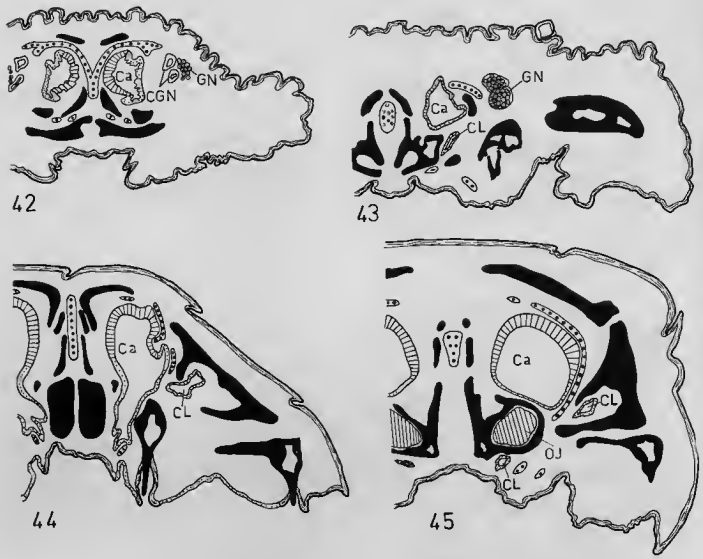


FIG. 42. — Acrochordidae. *Acrochordus javanicus*. Coupe transversale passant entre les narines et l'organe de Jacobson, au niveau de l'épithélium olfactif qui siège à la partie antérieure du cavum.

FIG. 43. — Acrochordidae. *Acrochordus javanicus*. Coupe transversale au niveau de la partie moyenne du cavum, juste en arrière de l'organe de Jacobson.

FIG. 44. — Homalopsinae. *Enhydris enhydris*. Coupe transversale passant juste en arrière de l'organe de Jacobson.

FIG. 45. — Laticaudinae. *Laticauda colubrina*. Coupe transversale au niveau de la partie postérieure de l'organe de Jacobson. Ca, Cavum. CCN, Conduit excréteur de la glande nasale externe. CL, Canal lacrymal. GN, Glande nasale externe.

Source MNHN, Paris

FIG. 46 à 49. — Colubroidea terrestres.

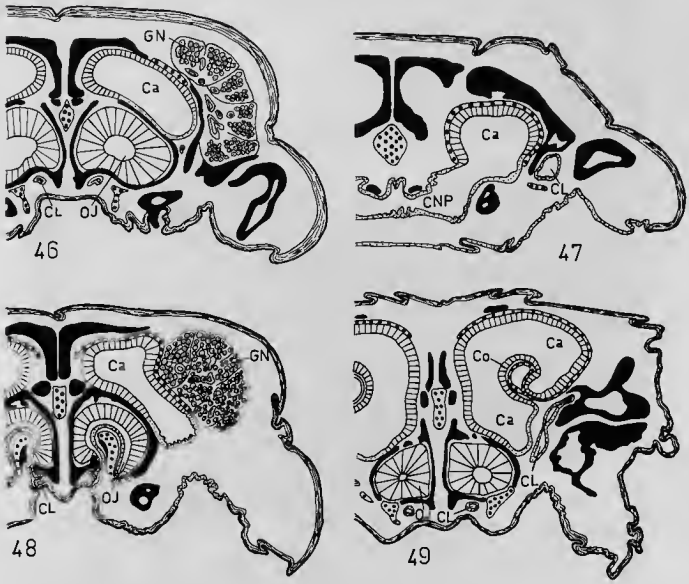


FIG. 46. — Colubridae. *Calamaria pavimentata* (espèce fouisseuse). Coupe transversale au niveau du tiers postérieur de l'organe de Jacobson.

FIG. 47. — Colubridae. *Boaedon fuliginosus*. Coupe transversale au niveau du cul de sac caudal du cavum, montrant la coalescence des deux conduits naso-pharyngés.

FIG. 48. — Élapidae. *Denisonia suta*. Coupe transversale au niveau de l'organe de Jacobson.

FIG. 49. — Crotalinae. *Crotalus atrox*. Coupe transversale au niveau de la conque et de la partie postérieure de l'organe de Jacobson.

Ca, Cavum. CL, Canal lacrymal. CNP, Conduit naso-pharyngé. Co, Conque. GN, Glande nasale externe. OJ, Organe de Jacobson.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES I à X

PLANCHE I. — Épithélium vestibulaire et tissu érectile.

A — *Tarentola mauritanica*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Coupe légèrement oblique, mettant en évidence les noyaux superficiels formant saillie sous le mince stratum corneum.

B — *Lialis burtonis*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres.

C — *Chalarodon madagascariensis*. Tétrazoréaction, écran vert, grossissement 440 diamètres.

D — *Varanus salvator*. Tétrazoréaction, écran vert, grossissement 440 diamètres. Coupe transversale au niveau du tiers antérieur du vestibule.

E — *Varanus salvator*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Coupe transversale au niveau du tiers postérieur du vestibule.

F — *Acrochordus javanicus*. Tétrazoréaction, écran vert, grossissement 440 diamètres.

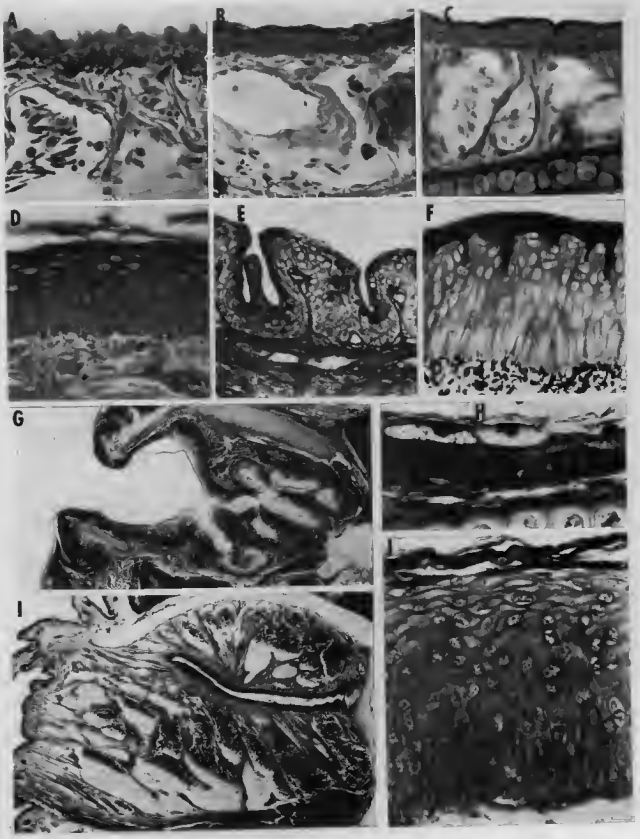
G — *Anguis fragilis*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe transversale au niveau de la narine, montrant le vestibule et ses diverticules, tapissés de cellules alvéolaires.

H — *Lacerta muralis*. Azan, écran vert, grossissement 1 100 diamètres. Noter la couche continue de cellules alvéolaires.

I — *Brookesia spectrum*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe transversale de la partie moyenne du vestibule. Noter l'épaisseur considérable du tissu érectile et l'aplatissement de la lumière du vestibule.

J — *Sphenodon punctatus*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 440 diamètres.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE II. — Épithélium olfactif et glandes de Bowman.

A — *Lialis burtonis*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres.

B — *Diporiphora australis*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres.

C — *Brookesia spectrum*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres.

D — *Cordylus cordylus*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter la forte réactivité à l'APS du produit de sécrétion des glandes de Bowman et des cellules de soutien. Les noyaux de ces dernières, allongés et clairs, diffèrent nettement des noyaux des cellules sensorielles.

E — *Lichanura roseofusca*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres.

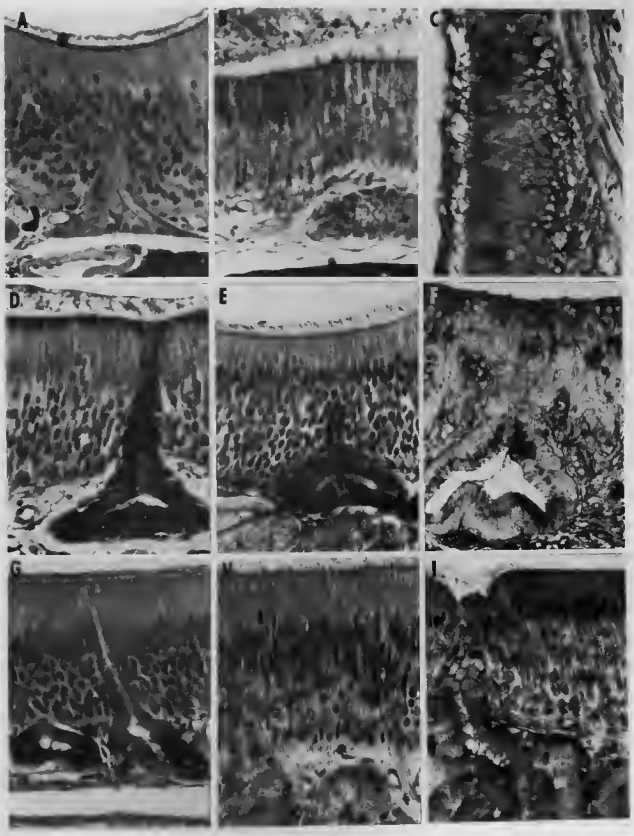
F — *Aerochordus javanicus*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Noter l'absence de cils sensoriels et la présence de mucocytes dans la moitié apicale de l'épithélium.

G — *Natrix maura*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter la présence de grains de sécrétion carminophiles dans les cellules du fond des tubes des glandes de Bowman, alors que le produit de sécrétion est cyanophile dans la zone proche du conduit excréteur.

H — *Vipera aspis*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres.

I — *Crotalus viridis*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres.

Source MNHN, Paris



BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III. — Épithélium olfactif, glandes de Bowman et passage à l'épithélium vestibulaire ou respiratoire.

A — *Sphenodon punctatus*. Mann, écran vert, grossissement 440 diamètres.

B — *Heloderma horridum*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 440 diamètres.

C — *Varanus salvator*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter l'absence de cils sensoriels.

D — *Lacerta muralis*. Azan, écran vert, grossissement 270 diamètres. Noter l'abondance des fibres nerveuses et des mélanocytes dans le chorion.

E — *Cnemidophorus tigris*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres.

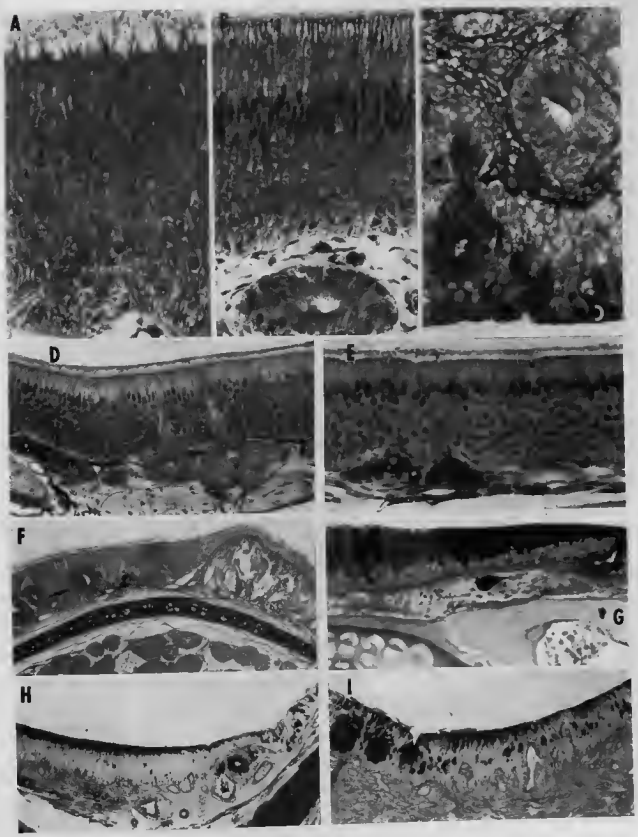
F — *Phrynosoma mcalli*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Zone d'épithélium olfactif bien développé, au voisinage immédiat du débouché du vestibule dans le cavum, à l'extrémité postérieure de ce dernier.

G — *Tarentola mauritanica*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Passage de l'épithélium olfactif (à droite) à l'épithélium respiratoire (à gauche). Le produit de sécrétion des cellules de soutien et des mucocytes apparaît en noir, celui des cellules érythrophiles, faiblement APS-positives, en gris.

H — *Casarea dussumieri*. Bleu alcian-APS, écran orange, grossissement 110 diamètres. Passage de l'épithélium olfactif (à gauche) à l'épithélium respiratoire (à droite). Noter la présence d'une petite quantité de mucines acides (en noir) dans les glandes de Bowman et l'existence d'une profonde crypte muqueuse dans la zone de jonction.

I — *Aerochordus javanicus*. Bleu alcian-APS, écran orange, grossissement 110 diamètres. Passage de l'épithélium olfactif à droite) à l'épithélium respiratoire (à gauche). Noter la présence de mucocytes dans l'épithélium olfactif et les cryptes muqueuses de l'épithélium respiratoire.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV. — Épithélium respiratoire, choanes et sillon choanal.

A — *Vipera aspis*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 270 diamètres. Passage de l'épithélium olfactif (à gauche) à l'épithélium respiratoire (à droite). Noter les cryptes muqueuses et, dans la zone de transition, l'existence d'un petit nombre de cellules érythrophiles.

B — *Brookesia spectrum*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 440 diamètres. Passage de l'épithélium olfactif (à droite) à l'épithélium respiratoire (à gauche). Les grands mucocytes apparaissent en blanc sur le cliché.

C — *Haplodactylus pacificus*. Réaction au DDD, écran vert, grossissement 440 diamètres. Épithélium respiratoire du cavum, avec ses trois catégories cellulaires. On distingue nettement les grains de sécrétion bien individualisés et riches en protides des cellules érythrophiles.

D — *Varanus salvator*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Épithélium muqueux stratifié du cavum, identique à l'épithélium qui tapisse la partie postérieure du vestibule (Pl. 1, E).

E — *Cylindrophis rufus*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Replis muqueux, mucocytes et cellules ciliées de l'épithélium respiratoire, dans l'angle ventro-latéral du cavum, au niveau de l'attache de la conque. Il n'y a pas de cellules érythrophiles.

F — *Tarentola mauritanica*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 270 diamètres. Épithélium respiratoire tapissant la gouttière naso-pharyngée. Il n'y a plus de cellules érythrophiles, seulement de grands mucocytes et des cellules ciliées, régulièrement alternés.

G — *Brookesia spectrum*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Passage, sur la marge latérale des choanes, de l'épithélium respiratoire à l'épithélium pavimenteux stratifié du plafond buccal.

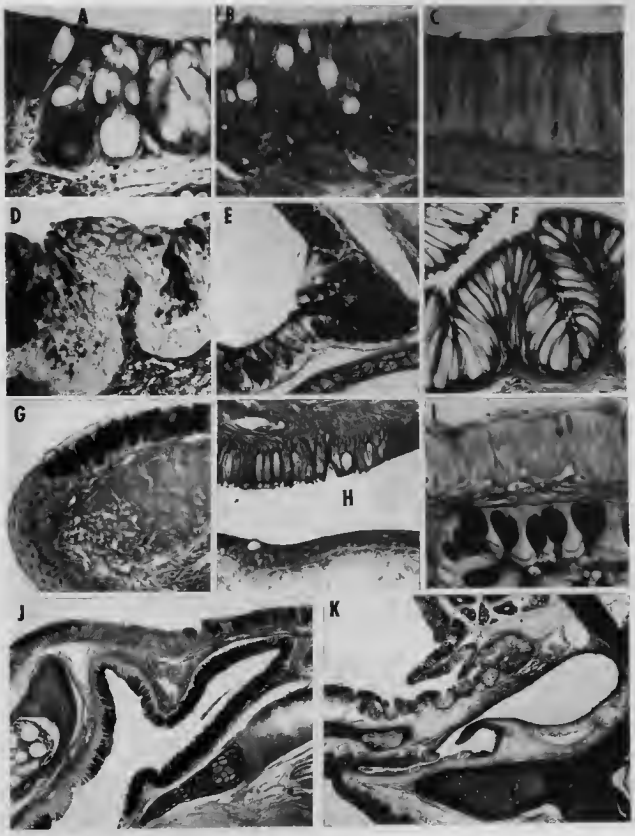
H — *Chemidophorus tigris*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 270 diamètres. Passage, dans la fente choanale, de l'épithélium respiratoire à l'épithélium pavimenteux stratifié du plafond buccal.

I — *Physignatus longirostris*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Épithélium respiratoire de la face ventro-latérale du cavum et, au-dessous, canal lacrymal. Noter la rareté des mucocytes et l'abondance des cellules ciliées dans l'épithélium respiratoire.

J — *Tarentola mauritanica*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Sillon choanal bifide, sur une coupe transversale passant entre l'organe de Jacobson et la marge antérieure des choanes. À gauche, le sillon choanal proprement dit, dont l'épithélium est principalement constitué de cellules érythrophiles et de cellules ciliées ; à droite, le canal lacrymal ouvert, dont l'épithélium est exclusivement constitué de cellules muqueuses et de cellules ciliées. En haut, le plancher du cavum, recouvert d'épithélium olfactif dans la partie gauche (médiale) et d'épithélium respiratoire dans la partie droite (latérale).

K — *Anolis cristatellus*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe transversale passant un peu en arrière de l'organe de Jacobson. On distingue nettement la façon dont le canal lacrymal (à droite) débouche dans le sillon choanal encore clos ventralement à ce niveau.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE V. — Vue d'ensemble et épithélium ventral de l'organe de Jacobson.

A — *Sphenodon punctatus.* Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale, à peu près au niveau qui est représenté fig. 1. Noter l'épaisseur du chorion dorsal et l'importance de la vascularisation.

B — *Chalarodon madagascariensis.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale. L'épithélium sensoriel (en haut) est en position médiale. Noter la rareté des composés APS-positifs dans l'ensemble de l'organe et le faible développement de l'épithélium sensoriel.

C — *Hoplodactylus pacificus.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale, la face médiale étant à droite. Noter le développement important de l'épithélium sensoriel et l'abondance des produits de sécrétion APS-positifs dans l'épithélium ventral et dans l'épithélium de jonction.

D — *Blanus cinereus.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe transversale, la face médiale étant à gauche. Remarquer l'importance des faisceaux de fibres nerveuses (à droite) qui gagnent l'organe de Jacobson.

E — *Iguana iguana.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale de la partie inférieure de l'organe de Jacobson, montrant le bref conduit, le débouché du canal lacrymal et une partie de l'épithélium sensoriel.

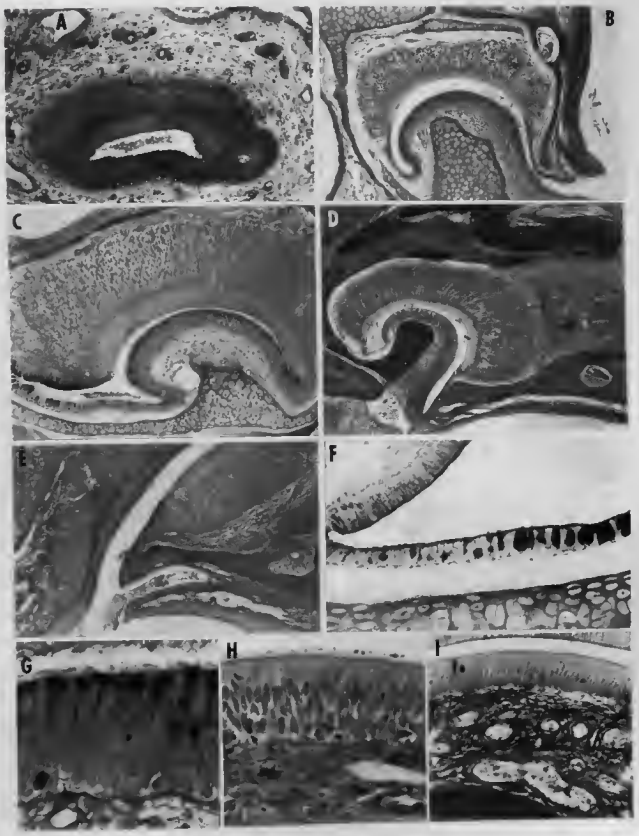
F — *Tarentola mauritanica.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Zone de transition entre l'épithélium cilié ventral (en haut à gauche) et l'épithélium sensoriel (à droite, en dehors du champ). Remarquer les grands mucocytes, caractéristiques de certains Gekkonidae.

G — *Sphenodon punctatus.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Épithélium ventral de l'organe de Jacobson, constitué de cellules ciliées non sécrétrices et de cellules muco-séreuses dont le produit de sécrétion, fortement APS-positif, est situé à des hauteurs variables des corps cellulaires.

H — *Cordylus cordylus.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Épithélium ventral. Noter l'absence de produit de sécrétion APS-positif dans les cellules ciliées.

I — *Xenopeltis unicolor.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Épithélium ventral. Noter l'épaisseur du chorion et l'importance de sa vascularisation.

Source MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI. — Épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson.

A — *Sphenodon punctatus*. Coloration de Mann, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter la grande taille des noyaux et le faible pourcentage des cellules sensorielles.

B — *Hoplodactylus pacificus*. Coloration de Mann, écran vert, grossissement 440 diamètres.

C — *Lialis burtonis*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres.

D — *Phrynosoma mcalli*. Hématoxyline de Groat, écran vert, grossissement 440 diamètres.

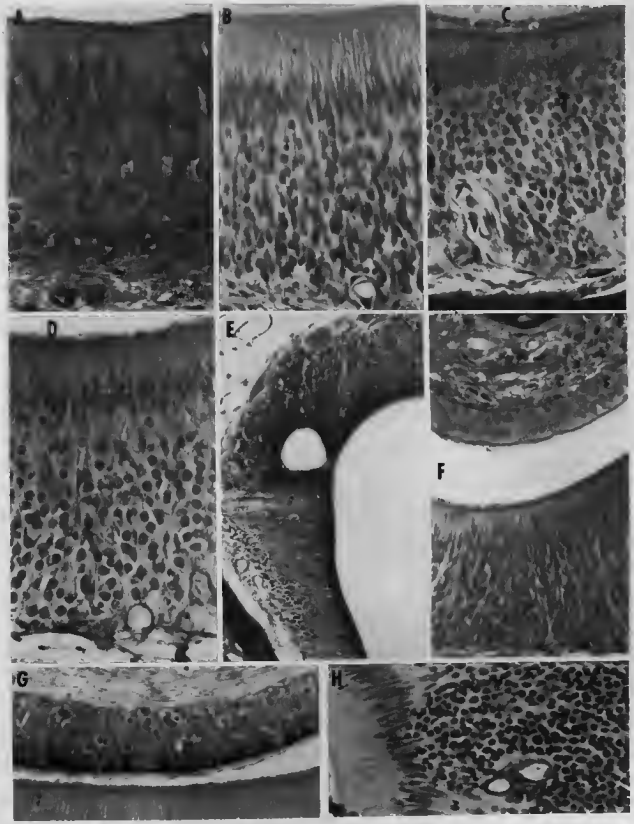
E — *Anolis cristatellus*. Tétrazoréaction, écran vert, grossissement 270 diamètres. Noter la vésicule ciliée, les petites flaques de colloïde intracellulaires et l'organisation irrégulière de l'épithélium.

F — *Diporiphora australis*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Épithélium sensoriel et épithélium ventral.

G — *Hoplodactylus pacificus*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter la bordure apicale constituée par les microvillosités des cellules sensorielles. Dans l'épithélium ventral (en haut) remarquer la présence de quelques cellules muco-séreuses non ciliées et l'existence de produit de sécrétion APS-positif dans la région apicale des cellules ciliées.

H — *Blanus cinereus*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter les différences d'aspect entre les noyaux des cellules de soutien et ceux des cellules sensorielles, ainsi que la présence d'un capillaire sanguin vers le milieu de l'épithélium.

Source MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII. – Épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson.

A – *Anguis fragilis*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter l'existence d'une quantité notable de produit de sécrétion APS-positif à l'extrémité apicale des cellules de soutien de l'épithélium sensoriel.

B – *Acrochordus javanicus*. Hématoxyline de Groat, écran vert, grossissement 270 diamètres. Noter le grand développement de l'épithélium dorsal et le pourcentage élevé des cellules sensorielles.

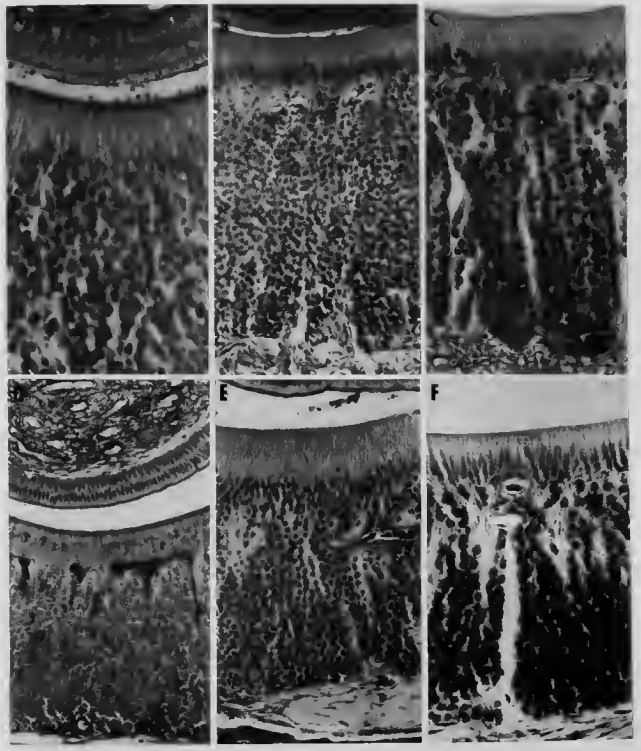
C – *Coronella austriaca*. Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter le découpage de l'épithélium sensoriel en colonnes et la présence de capillaires sanguins régulièrement alignés au-dessous des cellules de soutien.

D – *Natrix maura*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Épithélium sensoriel et épithélium ventral.

E – *Vipera aspis*. Azan, écran vert, grossissement 270 diamètres.

F – *Crotalus viridis*. Azan, écran vert, grossissement 440 diaètres. Noter le pourcentage relativement faible des cellules sensorielles.

Source : MNHN, Paris



Source MNHN, Paris

PLANCHE VIII. — Glandes nasales externes. Vues d'ensemble.

A. — *Tarentola mauritanica*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe transversale au niveau du débouché du vestibule dans le cavum.

B — *Coleonyx variegatus*. Tétrazoréaction, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale au niveau de la conque. Noter la forte réactivité du produit de sécrétion des cellules glandulaires classiques et la présence de segments striés.

C — *Xantusia vigilis*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale au niveau de la partie antérieure de la conque. Noter le grand développement des segments striés et l'absence de produit de sécrétion dans la plupart des cellules glandulaires classiques.

D — *Chalarodon madagascariensis*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe transversale au niveau de la partie antérieure de la conque. Noter le grand développement des segments striés.

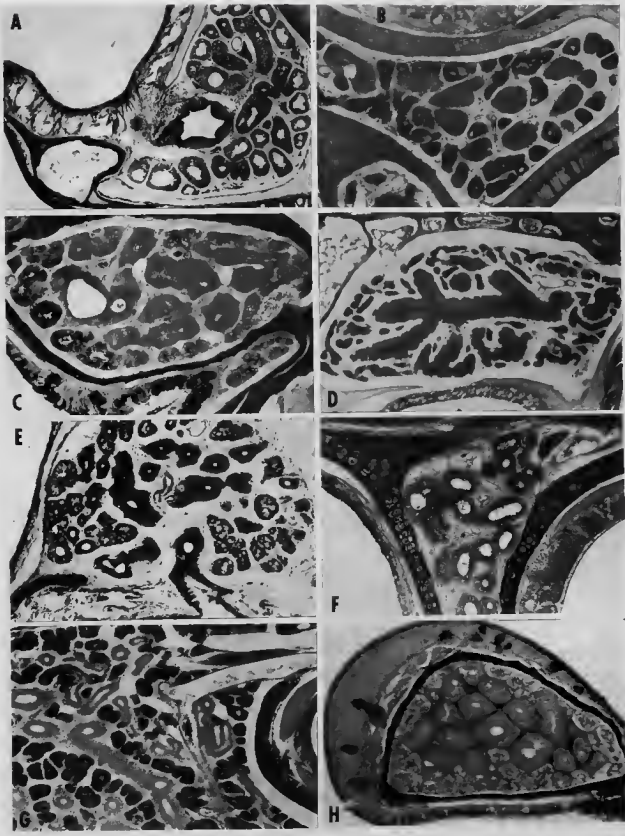
E — *Anolis cristatellus*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale au niveau de l'extrémité postérieure du vestibule. Noter le développement modéré des segments striés et le débouché du conduit excréteur dans le vestibule.

F — *Diporiphora australis*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale au niveau de la conque. Noter le faible développement de la glande nasale externe et l'absence de segments striés.

G — *Gerrhosaurus flavigularis*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe longitudinale. Les segments striés sont longs, mais peu volumineux.

H — *Chalcides mionecton*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Coupe transversale de la conque. Noter le très grand développement des segments striés.

Source MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX. — Glandes nasales externes.

A — *Cnemidophorus tigris.* Azan, écran vert, grossissement 70 diamètres. Coupe transversale au niveau de la conque. Noter le grand développement du conduit excréteur, la forte érythrophilie du produit de sécrétion des cellules glandulaires classiques et le faible développement des segments striés.

B — *Varanus salvator.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. À gauche, l'épithélium épidermoïde du large conduit excréteur ; au centre, un canal collecteur ; à droite, les tubules glandulaires proprement dits.

C — *Typhlops braminus.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Noter l'arbre collecteur muqueux et, dans les tubes, les cellules séro-muqueuses souvent dégranulées.

D — *Denisonia signata.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 70 diamètres. À gauche, un lobule classique ; en bas, le conduit excréteur ; à droite, le lobule rostro-ventral.

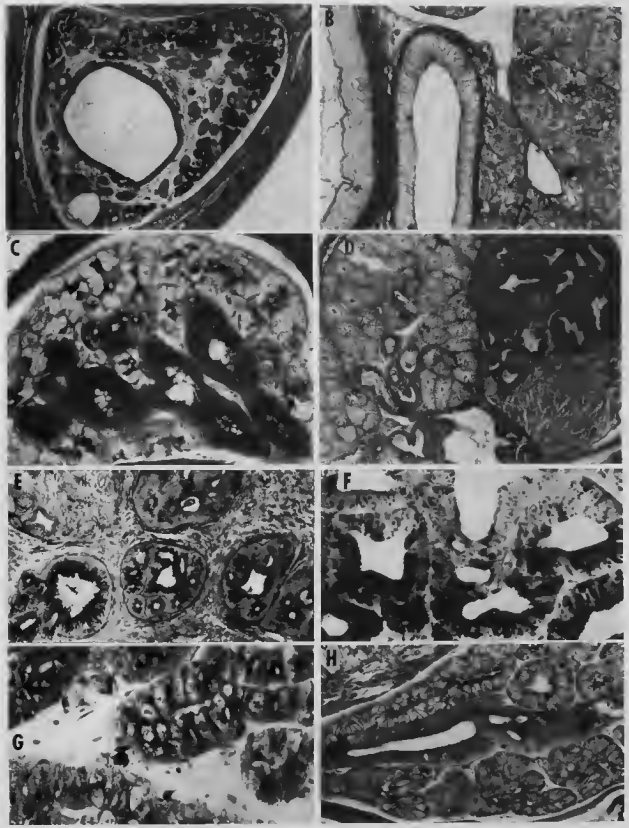
E — *Sphenodon punctatus.* APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 70 diamètres. Les cellules muco-séreuses dominent dans le tube de gauche, les cellules muqueuses dans les tubes du centre et de droite.

F — *Lialis burtonis.* Azan, écran vert, grossissement 440 diamètres. Cellules séreuses, remplies de produit de sécrétion et cellules séro-muqueuses, contenant une bien moindre quantité de grains de sécrétion.

G — *Iguana iguana.* Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 440 diamètres. Noter l'alternance plus ou moins régulière de cellules « claires » et de cellules « sombres ».

H — *Anolis stratulus.* Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 270 diamètres. Les segments striés sont absents, ou tout au moins extrêmement réduits et à peine différenciés.

Source : MNHN, Paris



Source MNHN, Paris

PLANCHE X. — Glandes nasales externes.

A — *Chalarodon madagascariensis*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 440 diamètres. Segment strié et tube glandulaire classique.

B — *Brookesia spectrum*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. La glande, peu développée, ne contient qu'une catégorie de cellules glandulaires, pratiquement vides de produit de sécrétion.

C — *Anguis fragilis*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 270 diamètres. Coupe transversale en avant de la conque.

D — *Leptotyphlops dulcis*. Trichrome en un temps, écran vert, grossissement 440 diamètres. Tubes glandulaires classiques et arbre collecteur.

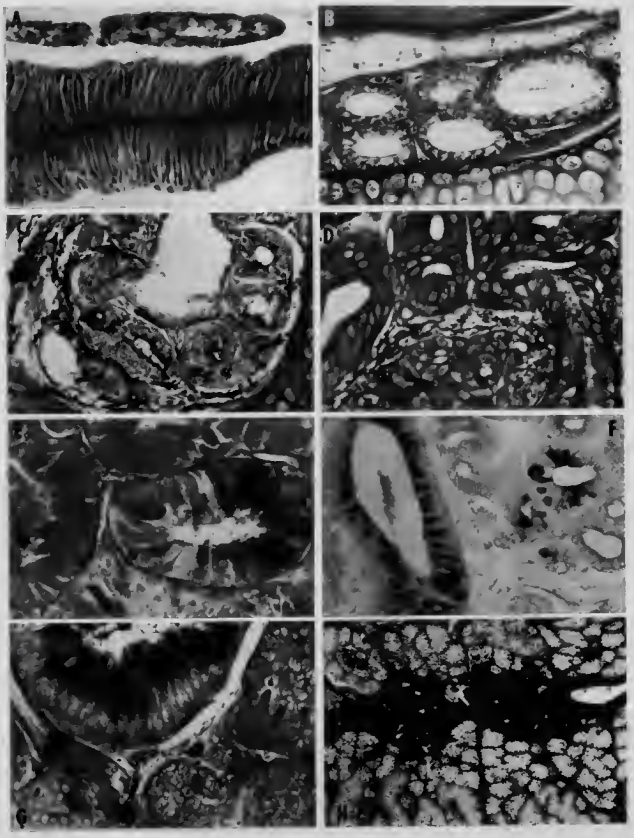
E — *Xenopeltis unicolor*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Cellules séreuses (en gris) et cellules séro-muqueuses (en noir).

F — *Acrochordus javanicus*. Bleu alcian-jaune alcian de Ravetto, écran orange, grossissement 270 diamètres. En gris foncé, les cellules muco-séreuses de l'arbre collecteur, qui apparaissent en bleu sur la préparation.

G — *Dasypeltis scaber*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 440 diamètres. Hautes cellules prismatiques, muco-séreuses et riches en produit de sécrétion dans le canal collecteur, cellules séro-muqueuses cubiques presqu'entièrement dégranulées dans les tubules.

H — *Homalopsis buccata*. APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, écran vert, grossissement 110 diamètres. Au centre, les canaux collecteurs et, à droite, le conduit excréteur, les uns et les autres tapissés de cellules muco-séreuses riches en un produit de sécrétion fortement APS-positif. À la périphérie, les tubes glandulaires proprement dits, tapissés de cellules séro-muqueuses presque totalement dégranulées.

Source : MNHN, Paris



PARIS

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 020 6

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

13 MAI 1979

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).
Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).
Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).
Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).
Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).
Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).
Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.
Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.
Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.
Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.
Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.
Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.
Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.
Revue Bryologique et Lichénalogique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.
Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.
Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon; 75005 Paris ; depuis 1963.
Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris